
R.C.P. EDINBURGH LIBRARY

Die moderne Biologie
und die Entwicklungstheorie.

Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie.

Von

Erich Wasmann S. J.

Zweite, vermehrte Auflage.



Mit 40 Abbildungen im Text und 4 Tafeln in Farbendruck und Autotypie.



Freiburg im Breisgau.
Herdersche Verlagshandlung.
1904.
Zweigniederlassungen in Wien, Straßburg, München und St Louis, Mo.

Motto:

Nulla umquam inter fidem et rationem vera dissensio esse potest.

Es kann niemals ein wirklicher Widerspruch zwischen Glauben und Wissen bestehen.

(Constitutiones Concilii Vaticani c. 4, De fide et ratione.)

Buchdruckerei der Herderschen Verlagshandlung in Freiburg.

Vorwort.

Es ist heute für jeden Gebildeten zur unabweisbaren Notwendigkeit geworden, daß er sich mit den Fortschritten und den Errungenschaften der modernen Naturwissenschaft, insbesondere der Biologie, einigermaßen vertraut mache. Nur so wird es ihm möglich sein, sich zu orientieren im Kampfe der Geister, der entbrannt ist über die wichtigsten, aus der Biologie hervorgewachsenen philosophischen Probleme, nämlich über die vergleichende Psychologie des Menschen und der Tiere und über die Entwicklungstheorie. Das erstere dieser beiden Probleme habe ich bereits früher in zwei eigenen, für weitere Kreise bestimmten Schriften behandelt: „Instinkt und Intelligenz im Tierreich"², Freiburg i. Br., 1899 und „Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere"², ebd. 1900. In vorliegender Schrift komme ich nun dem von verschiedenen Seiten geäußerten Wunsche nach, auch meine Skizzen über die Entwicklung der Biologie und über die Deszendenztheorie einem weiteren Leserkreise zugänglich zu machen.

Diese Skizzen erschienen ursprünglich als eine Reihe von Abhandlungen in der Zeitschrift „Stimmen aus Maria-Laach" 1901—1903. Auch in der gegenwärtigen erheblich erweiterten Form[1] können es nur Skizzen bleiben, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, da sie hauptsächlich zur Orientierung für jene bestimmt sind, welche den betreffenden fachwissenschaftlichen Gebieten ferner stehen. Anderseits werden aber auch Studierende der höheren Lehranstalten, welche Vorlesungen über Biologie und Deszendenztheorie hören, diese Abhandlungen nicht ohne Nutzen lesen, weil hier manches unter einem neuen Gesichtspunkte dargelegt wird; ganz besonders gilt dies von den vier letzten Abschnitten, welche die moderne Entwicklungstheorie zum Gegenstand haben. Das Kapitel „Konstanztheorie

---

[1] Völlig neu bearbeitet wurde das Kapitel über die Beziehungen der Zellteilung zu den Problemen der Befruchtung und Vererbung. — Für zahlreiche Notizen botanischen Inhalts bin ich meinem Kollegen P. J. Rompel S. J., Professor am k. k. Gymnasium Stella matutina zu Feldkirch, zu besonderem Danke verpflichtet. — Sehr schätzenswerte Winke über die Stellung des hl. Augustinus zur Entwicklungstheorie gab mir P. J. Knabenbauer S. J.

oder Deszendenztheorie?", welches fast ausschließlich auf die Ergebnisse meiner bisherigen 140 Spezialarbeiten über die Gäste der Ameisen und der Termiten sich stützt, dürfte endlich auch für meine Fachkollegen in der Zoologie manches Interessante bieten.

Möge vorliegendes Buch eine ebenso freundliche Aufnahme finden wie die beiden obenerwähnten psychologischen Schriften. Wie in diesen, so ist auch hier mein Standpunkt derjenige des christlichen Naturforschers, der fest davon überzeugt ist, daß die natürliche Wahrheit niemals in wirklichem Widerspruche mit der übernatürlichen Offenbarung stehen könne, weil sie beide aus ein und derselben Quelle, aus der ewigen göttlichen Weisheit, entspringen. Daher kann auch das Studium der modernen Biologie und Deszendenztheorie, wenn es vorurteilslos betrieben wird, nur zur Verherrlichung Gottes dienen.

Luxemburg, am Ignatiusfeste 1904.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis[1].

Seite

Vorwort V

Erstes Kapitel.

Begriff und erste Entwicklung der Biologie . . . 1

Einleitung 1
1. Begriff und Einteilung der Biologie. Der Baum der biologischen Wissenschaften 3
2. Die älteste Entwicklung der Biologie. Aristoteles, Albert der Große . 7
3. Die Entwicklung der systematischen Zoologie und Botanik. Linnés Systema naturae und die neuere Systematik 12

Zweites Kapitel.

Die Entwicklung der modernen Morphologie und ihrer mikroskopischen Zweige 20

1. Die Entwicklung der Anatomie bis zum 19. Jahrhundert . . . 20
2. Die ältere Geschichte der Zellenlehre 23
3. Die Färbungs- und Schnittmethoden der mikroskopischen Technik . . 27
4. Das mikroskopische Studium der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Termitoxenia* und andern Ameisen- und Termitengästen 30
5. Neuere Vervollkommnung des Mikroskops. Internationale Beteiligung an dem Ausbau der Zellenlehre 36

Drittes Kapitel.

Die neueste Entwicklung des Zellenbaues . . . 39

1. Die Zelle als Protoplasmaklümpchen mit einem oder mehreren Kernen. Verschiedenheiten in Form, Größe und Kernzahl der Zellen . . . 39
2. Näheres Studium des Zellenbaues. Theorien über die Struktur des Spongioplasmas 45
3. Feinere Struktur des Zellkerns. Chemische und physikalische Färbungstheorien 50
4. Rückblick auf die geschichtliche Entwicklung der Zellenlehre . . . 52

---

[1] Zur leichteren Übersicht des Inhaltes der einzelnen Kapitel findet sich am Anfang derselben noch ein besonderes, eingehenderes Inhaltsverzeichnis.

Viertes Kapitel.

Seite
Ein Blick in das Zellenleben 55

1. Der lebende Organismus als Zelle oder Zellenstaat. Die Lebensvorgänge als Bewegungsprozesse 55
2. Die Strömungen des lebenden Protoplasmas. Amöboide Bewegungen der Wurzelfüßer und der Leukocyten 59
3. Äußere und innere Zellprodukte. Verschiedene biochemische Industriezweige 61
4. Die führende Rolle des Zellkerns in den Lebenstätigkeiten der Zelle. Zerschneidungsversuche an einzelligen Organismen 65

Fünftes Kapitel.

Die Gesetze der Zellteilung 71

1. Die verschiedenen Formen der Zell- und Kernteilung. Direkte und indirekte Kernteilung 71
2. Die Stadien der indirekten Kernteilung (Karyokinese oder Mitose) . 74
3. Rückblick auf die Vorgänge der Karyokinese. Die Centrosomenfrage . 80

Sechstes Kapitel.

Die Zellteilung in ihrer Beziehung zur Befruchtung und Vererbung 85

(Hierzu Tafel I.)

Vorbemerkungen 86
1. Die hier zu lösenden Probleme 88
2. Die Reifungsteilungen der Keimzellen 90
3. Der normale Befruchtungsvorgang des tierischen Eis 97
4. Die Erscheinungen der Überbefruchtung bei Tieren und der Doppelbefruchtung bei Pflanzen 105
5. Die Konjugationsvorgänge bei einzelligen Organismen und ihre Beziehung zum Befruchtungsproblem 107
6. Die natürliche Parthenogenese 111
7. Die künstliche Parthenogenese 115
8. Die Befruchtung kernloser Eistücke (Merogonie) 123
9. Rückblick und Schlußfolgerungen. Das Wesen der Befruchtung. Doppelter Zweck der Befruchtung. Die Chromosomen als Träger der Vererbung. Die Bedeutung der Amphimixis. Die „inneren Entwicklungsgesetze“ der Organismen 128

Siebtes Kapitel.

Zelle und Urzeugung 146

1. Die Zelle als niederste Einheit des organischen Lebens. Gibt es Lebewesen, die einfacher organisiert sind als die Zelle? Die vorgeblichen „niedern Elementareinheiten“ in der Zelle sind bloße Fiktionen . . 146
2. Die Urzeugung der Organismen. Die Unhaltbarkeit der Urzeugungstheorien ist durch die moderne Biologie bewiesen. Die Schöpfungstheorie als Postulat der Wissenschaft 156

Achtes Kapitel.

Seite

Gedanken zur Entwicklungslehre 167

1. Die vier verschiedenen Bedeutungen des Wortes „Darwinismus". Kritische Bemerkungen zu denselben 167
2. Der Gegenstand der Entwicklungstheorie als naturwissenschaftlicher Theorie: Die tatsächliche und ursächliche Erforschung der organischen Formenreihen 175
3. Die Entwicklungstheorie im Lichte der kopernikanischen Weltanschauung. Die biologische Entwicklung als natürliche Folgerung aus der geologischen Entwicklung 179
4. Philosophische und naturwissenschaftliche Grenzmarken der Entwicklungstheorie 185
   Erstens, philosophische Grenzmarken. Die Annahme eines persönlichen Schöpfers. Einwirkung desselben auf die Entstehung der Urorganismen. Die Schöpfung des menschlichen Geistes 185
   Zweitens, naturwissenschaftliche Grenzmarken. Einstammige oder vielstammige Entwicklung? Noch zu lösende Fragen über den Verlauf und die Ursachen der hypothetischen Stammesentwicklung 190
5. Systematische und natürliche Art. Naturwissenschaftliche und philosophische Bedeutung dieser Unterscheidung. Entwicklungstheorie und Schöpfungslehre 197

Neuntes Kapitel.

Konstanztheorie oder Deszendenztheorie? . . . 202

(Hierzu Tafel II—IV.)

1. Die Gründe für die Beständigkeit der systematischen Arten . . . 204
2. Einige direkte Beweise für die Entwicklungstheorie. Mutation und Kreuzung als artbildende Faktoren in der Pflanzenwelt . . . 208
3. Die Entwicklung der *Dinarda*-Formen. Folgerungen aus derselben . 210
4. Indirekte Beweise für die Entwicklungstheorie aus der vergleichenden Morphologie und Biologie der Ameisengäste und Termitengäste . . 219
5. Die hypothetische Stammesentwicklung der *Lomechusa*-Gruppe. Entstehung der Gattungen und Arten derselben durch natürliche Entwicklungsgesetze 222
6. Die Gäste der Wanderameisen. Erklärung des Mimikrytypus derselben. Vergleich mit den *Dorylinen*-Gästen des Trutztypus und mit den *Atta*-Gästen 231
7. Die Verwandlung von Gästen der Wanderameisen in Termitengäste. Neuere Bestätigung und Erweiterung dieser Hypothese 238
8. Die Familie der Keulenkäfer und ihre Anpassungscharaktere im Lichte der Entwicklungstheorie 245
9. Die hypothetische Stammesgeschichte der Fühlerkäfer (Paussiden). Die Anpassung an immer höhere Stufen des Gastverhältnisses als leitender Gedanke jener Entwicklung 248
10. Die Zweiflüglerfamilie der *Termitoxeniidae*. Ihre Abstammung von echten Zweiflüglern ist aus ihren Anpassungscharakteren und aus der individuellen Entwicklung ihrer Thorakalanhänge beweisbar . . . 262

Seite

11. Schlußfolgerungen. Vergleich zwischen dem Erklärungswert der Konstanztheorie und der Deszendenztheorie. Nur letztere vermag das Zustandekommen der zweckmäßigen Anpassungen durch natürliche Ursachen zu erklären und verherrlicht daher auch die Weisheit und Macht des Schöpfers in höherem Grade 269

Zehntes Kapitel.

Zur Anwendung der Deszendenztheorie auf den Menschen . 273

Vorbemerkungen. Große Bedeutung dieser Frage 274

1. Ist die rein zoologische Auffassung des Menschen berechtigt? Unhaltbarkeit derselben 275

Was haben wir unter der „Schöpfung des Menschen" zu verstehen? St Augustinus über diese Frage. Einige philosophische Erwägungen über die Schöpfung des Menschen. Grenzen der Kompetenz der Zoologie in der Erforschung des Ursprungs des Menschen 279

2. Wie steht es mit den tatsächlichen Beweisen für die tierische Abstammung des Menschen? Wiedersheims „Zeugnisse"; Haeckels Anthropogenie. Kritik des biogenetischen Grundgesetzes 284

Zweierlei Theorien über die Tierabstammung des Menschen. Erstens, die „Affentheorie". Seleukas und Friedenthals neuere Beweise für dieselbe. Unannehmbarkeit dieser Theorie 290

Zweitens, die entfernte Stammesgemeinschaft des Menschen mit den Affen. Theorie von Klaatsch. Paläontologische Bedenken gegen dieselbe 294

Kritik der neueren paläontologischen und prähistorischen Beweise für die tierische Abstammung des Menschen. *Pithecanthropus erectus* ist ein echter Affe. Der Neandertalmensch bildet weder eine Zwischengattung noch eine Zwischenart (*homo primigenius* Schwalbe) zwischen Affe und Mensch 296

Brancos Urteil über den prähistorischen Menschen. Die Paläontologie kennt keine „Ahnen" des Menschen. Schlußfolgerung 302

Elftes Kapitel.

Schlußbetrachtung 305

Der Felsen der christlichen Weltauffassung inmitten der Wogen der wechselnden Systeme menschlicher Wissenschaft. Die Wogenkämpfe am Fuße des Felsens vor 300 Jahren und heute. Der Fels kann von den Wogen nicht gestürzt werden, weil niemals ein wirklicher Widerspruch zwischen Wissen und Glauben möglich ist 305

Nachträge 308

Sachregister 311

Verzeichnis der Textabbildungen.

Fig. 1, S. 41. Verschiedene Zellenformen von *Termitoxenia* (Original).
Fig. 2—5, S. 53. Schematische Darstellung der geschichtlichen Entwicklung des Zellenbaues. (Nach Schlater.)
Fig. 6, S. 67. Durchschneidungsversuche eines Infusors *(Stentor)*. (Nach Balbiani.)
Fig. 7, S. 73. Direkte Kernteilung der roten Blutkörperchen. (Nach Duval.)
Fig. 8—10, S. 76 und 11—14, S. 79. Die verschiedenen Stadien der indirekten Kernteilung (Karyokinese). (Nach Duval.)
Fig. 15—20, S. 96. Schematische Darstellung der Reifungsteilungen und Richtungskörperbildungen der Eizelle (Original).
Fig. 21, S. 102. Querschnitt durch das Blastulastadium eines Embryos von *Ascaris megalocephala* var. *bivalens* (Original).
Fig. 22—24, S. 125. Seitenansicht der Plutenslarven von *Echinus*, von *Sphaerechinus* und von der Bastardlarve beider. (Schematisch nach Boveri aus Korschelt und Heider.)
Fig. 25, S. 211. *Dinarda Maerkeli* Ksw. (Original).
Fig. 26, S. 211. *Dinarda dentata* Grav. (Original).
Fig. 27, S. 211. *Dinarda Hagensi* Wasm. (Original).
Fig. 28, S. 211. *Dinarda pygmaea* Wasm. (Original).
Fig. 29, S. 223. *Lomechusa strumosa* F. (Original).
Fig. 30, S. 223. Larve von *Lomechusa strumosa* (Original).
Fig. 31, S. 227. Fütterung von *Atemeles pratensoides* Wasm. durch *Formica pratensis* Deg. (Originalphotogramm).
Fig. 32, S. 231. *Mimeciton pulex* Wasm. (Original).
Fig. 33, S. 232. *Ecitophya simulans* Wasm. (Original).
Fig. 34, S. 234. *Xenocephalus limulus* Wasm. (Original).
Fig. 35, S. 234. *Doryloxenus Lujae* Wasm. (Original).
Fig. 36, S. 242. *Doryloxenus transfuga* Wasm. (Original).
Fig. 37, S. 242. *Discoxenus lepisma* Wasm. (Original).
Fig. 38, S. 242. *Termitodiscus Heimi* Wasm. (Original).
Fig. 39, S. 299. Umrisse der Sagittalmittelkurven: I. Vom heutigen Engländerschädel. II. Vom heutigen Australierschädel. III. Vom Neandertalschädel. IV. Vom *Pithecanthropus*-Schädel. V. Vom Schimpansenschädel. (Nach Macnamara.)
Fig. 40, S. 301. Umriß der sagittalen Mittelkurve: I. Von einem brachycephalen Lappenschädel. II. Von einem dolichocephalen Australierschädel. III. Vom Neandertalschädel. (Nach Macnamara.)

Verzeichnis der Tafeln am Schlusse des Buches.

Tafel I. Schematische Darstellung des Befruchtungsvorganges der Eizelle nach Boveri (Farbendrucktafel). Zu S. 99—104.

Tafel II. *Doryloxenus transfuga, Claviger testaceus, Pselaphus Heisei, Paussiger limicornis* und *Miroclaviger cervicornis* (Autotypien nach Originalphotogrammen). Zu S. 238 bis 248.

Tafel III. Arten der Paussiden (Fühlerkäfer). (Autotypien nach Originalphotogrammen.) Zu S. 248—262.

Tafel IV. Termitophile Zweiflügler aus der Familie der Termitoxeniiden (Autotypien nach Originalphotogrammen). Zu S. 30—35 und 262—268.

Erstes Kapitel.

Begriff und erste Entwicklung der Biologie.

„Die Wissenschaft ist ewig in ihrem Quell, nicht begrenzt in Zeit und Raum in ihrer Wirksamkeit, unermeßlich in ihrem Umfang, endlos in ihrer Aufgabe, unerreichbar in ihrem Ziele."
K. E. v. Baer.

Einleitung S. 1.

1. Begriff und Einteilung der Biologie. Biologie im weiteren und im engeren Sinn 3. Einteilung der Biologie. Der Baum der biologischen Wissenschaften und seine Verzweigungen 5.
2. Die älteste Entwicklung der Biologie 7. Aristoteles als Vater der biologischen Wissenschaften 8. Albert der Große, der bedeutendste Naturforscher des Mittelalters 10.
3. Die Entwicklung der systematischen Zoologie und Botanik 12. Linnés Systema naturae als Grundlage der modernen Systematik 14. Systematische Universalwerke der neuesten Zeit 16. Die Stellung der Systematik in der Biologie 18.

Wie es am Schlusse einer größeren Zeitepoche von besonderem Interesse ist, einen Rückblick zu tun auf die geschichtliche Entwicklung der Völker und Staaten während des verflossenen Zeitraumes, ihren Stand vor hundert Jahren mit dem gegenwärtigen zu vergleichen, das Steigen und Sinken ihrer politischen Machtstellung, das Steigen und Sinken ihrer welt- und kulturhistorischen Bedeutung im Wogendrange der Zeitereignisse zu verfolgen und ursächlich zu erklären, so ist es auch von hohem Interesse, an dieser bedeutsamen Zeitenwende einen vergleichenden Rückblick zu werfen auf die Entwicklung einer Wissenschaft. Die Geschichte der menschlichen Wissenschaften ist ja auch ein Stück Weltgeschichte, zwar keines, das sich unter dem Donner der Kanonen abspielt wie die großen Völkerschlachten, das aber trotz seiner Geräuschlosigkeit nicht selten tiefer eingreift in die Geschicke ganzer Nationen und der ganzen Menschheit. Wer wollte z. B. in Abrede stellen, daß die Entwicklung der chemisch-physikalischen und der auf ihnen beruhenden technischen Wissenschaften während des verflossenen Jahrhunderts von weittragender Bedeutung gewesen sei für die Entwicklung der Kulturvölker und dadurch für ein großes Stück Weltgeschichte? Ist es nicht die moderne Physik, durch die sich der Menschengeist in der Dampfkraft Feuer und

Wasser dienstbar gemacht und durch die er das Antlitz der Erde erneuert hat, indem er es mit einem Netze eiserner Schienen umspannte, auf denen geflügelte Dampfrosse dahinrasen, während sie das Meer mit einem ähnlichen System von Verkehrslinien überzog, auf denen noch größere dampfschnaubende Ungetüme von Stahl fortwährend hin und her eilen, um die fernsten Enden der Erde miteinander zu verbinden und die Errungenschaften der Kultur den unzivilisierten Nationen mitzuteilen? Ist es nicht die Entwicklung der modernen Physik, durch welche der menschliche Geist die geheimnisvollen Ätherwellen, die sichtbaren wie die unsichtbaren, unter sein Zepter beugte, durch das elektrische Licht neue Sonnen schuf, durch die elektrischen Telegraphenlinien und die unterseeischen Kabel die jahrtausendalten Schranken von Raum und Zeit siegreich überwand und durch die Röntgenstrahlen selbst den menschlichen Organismus durchleuchtete und dessen Skelettsystem auf der photographischen Platte fixierte? Ist es nicht die Entwicklung der Physik und Chemie, welche als Grundlage der modernen Technik unzählige neue Motoren und Maschinen und chemische Verbindungen für die verschiedensten Industriezweige schuf, durch die eine immer weiterschreitende Umwälzung auf volkswirtschaftlichem Gebiete sich vollzieht, während dieselbe Technik den Militarismus mit furchtbaren Kriegswaffen und todbringenden Sprengstoffen ausstattete, in deren Entdeckung und Vervollkommnung die Nationen sich gegenseitig zu überbieten suchen, um gegebenenfalls einander um so rascher vernichten zu können? Die riesigen Fortschritte, welche andere Wissenschaften, wie beispielsweise die Astronomie und die Biologie, ihrer Schwesterwissenschaft der Physik, insbesondere aber der Optik und Mechanik zu verdanken haben, liegen auf der Hand; durch sie wurden jene Wissenszweige mit Instrumenten und unter Mitwirkung der Chemie mit technischen Methoden beschenkt, welche für das Auge des Forschers das unendlich Ferne nah, das unendlich Kleine groß und selbst das Unsichtbare auf der photographischen Platte des Astronomen und auf den gefärbten Schnittserien des Mikroskopikers sichtbar machen, um dem einen die Wunder der Sternenwelt, dem andern die Geheimnisse der winzigsten Lebewesen zu entschleiern.

Aber es war nicht unsere Absicht, hier die Entwicklung der physikalischen Wissenschaften und ihren tiefgreifenden Einfluß auf die Umgestaltung der verschiedensten Verhältnisse des menschlichen Lebens wie der menschlichen Wissenschaften zu schildern: wir wollten uns nur mit der Entwicklung der Biologie beschäftigen, die sich so welterobernder Triumphe nicht rühmen kann. Und dennoch ist auch die Geschichte der Biologie im 19. Jahrhundert ein Stück der Geschichte des menschlichen Geistes, ein lehrreiches Stück innerer Weltgeschichte, von größerer Bedeutung für die Geschicke der Menschheit als man bei oberflächlicher Betrachtung denken sollte.

1. Begriff und Einteilung der Biologie.

Vor allem müssen wir darüber Klarheit schaffen, was wir unter „Biologie" verstehen. Was ist Biologie? Wie schon der Name sagt, ist sie die Wissenschaft vom Leben und von den lebenden Wesen. Das ist Biologie im weitesten Sinne des Wortes. Mit ihr deckt sich auch die älteste historische Bedeutung des Wortes Biologie, wie sie insbesondere in der scholastischen Philosophie von alters her üblich war. An die Kosmologie oder die Lehre von den Weltkörpern reihte sich die Biologie oder die Lehre von den Lebewesen. Tatsächlich hat dieser Begriff jedoch auch noch eine engere Bedeutung erworben. Zur Wissenschaft von den Lebewesen gehört ja eigentlich die gesamte Pflanzenkunde, Tierkunde und Menschenkunde. Gewöhnlich bezeichnet man als Biologie jedoch nur eine verhältnismäßig enge Unterabteilung dieses riesigen Wissensgebietes: man spricht von einer Biologie der Pflanzen und der Tiere im Gegensatz zu ihrer Morphologie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte. Die Morphologie ist die Lehre von den Formen und den Formbestandteilen (Organen, Geweben, Zellen) der Organismen. Die individuelle Entwicklungsgeschichte studiert das Werden der organischen Formen vom Ei bis zum vollkommenen Wesen. Die Physiologie erforscht die Tätigkeiten der einzelnen Teile des Organismus, stellt deren Beziehungen zum Lebensprozeß sowie die chemischen und physikalischen Gesetze ihrer Wirksamkeit fest. Die Biologie endlich beschäftigt sich mit den äußeren Tätigkeiten, welche den Organismen als Individuen zukommen und daher ihr Verhältnis zu den übrigen organischen Wesen sowie zur gesamten anorganischen Mitwelt regeln. Dadurch unterscheidet sich die Biologie auch von der Psychologie, welche die Vorgänge des sinnlichen und des geistigen Lebens, also wesentlich innere Tätigkeiten, die allerdings als Gegenstand der Biologie vielfach auch in die äußere Erscheinung treten können, zu ihrem eigentümlichen Gegenstande hat.

Die Biologie im engeren Sinne stellt sich somit dar als die Wissenschaft von der Lebensweise und den Lebensbeziehungen der Tiere und der Pflanzen. Die Biologie des Menschen bildet dagegen einen eigenen, der Anthropologie zugehörigen Wissenszweig, den man nicht mehr unter den engeren Begriff der Biologie faßt, wie er in der Wissenschaft sich eingebürgert hat.

Über den Begriff der Biologie und seine zweckmäßigste Begrenzung bestehen übrigens manche Meinungsverschiedenheiten, auf die hier nur mit wenigen Worten eingegangen werden kann.

Darin sind fast alle einig, daß für die gesamte Kunde vom Leben und den Lebewesen der alte Name Biologie (im weiteren Sinne) beizubehalten

sei[1]. Über die Benennung des Wissenszweiges, den wir als Biologie im engeren Sinne bezeichneten, gehen jedoch die Ansichten auseinander. Während man denselben in zoologischen Kreisen Deutschlands früher einfachhin Biologie nannte, wurde von Ernst Haeckel dafür der Name Ökologie vorgeschlagen. Passend ist diese letztere Bezeichnung nicht; denn Ökologie bedeutet „Wohnungslehre" und umfaßt somit nur einen beschränkten Teil der Lebensbeziehungen in der Tierwelt. Trotzdem hat der neue Name nicht bloß bei vielen Zoologen, sondern auch bei Botanikern neuerdings Anklang gefunden. Während Fr. Delpino[2], F. Ludwig[3] und J. Wiesner[4] die Lehre von den äußeren Lebensbeziehungen der Pflanzen als Pflanzenbiologie bezeichnen, wollen andere Botaniker, wie R. v. Wettstein[5], statt dessen sie Ökologie der Pflanzen nennen.

Unter den deutschen Zoologen dagegen trat Fr. Dahl dafür ein, daß man anstatt „Biologie" (im engeren Sinne) das von den Franzosen zuerst eingeführte Wort Ethologie oder „Kunde von den Lebensgewohnheiten" annehme[6]. Für die Tierbiologie wäre dieser neue Name allerdings passender als Haeckels „Ökologie". Aber auf die Pflanzenbiologie kann er keine Anwendung finden, da von „Lebensgewohnheiten" füglich nur bei solchen Wesen die Rede sein kann, welche ein instinktives Seelenleben besitzen. Es sollte doch für die Lebensbeziehungen sowohl in der Tierwelt wie in der Pflanzenwelt ein und derselbe wissenschaftliche Fachname Geltung haben.

Ein hervorragender Botaniker, J. Reinke[7], glaubt, das Wort „Biologie" (im engeren Sinne) sei ganz entbehrlich; um eine Verwechslung dieses Begriffes mit der Biologie im weiteren Sinne zu vermeiden, solle man statt Biologie im ersteren Sinne einfach setzen „Lebensweise der Tiere und der Pflanzen". Aber so bequem und klar diese Bezeichnung im Deutschen ist, so kann sie doch den Anforderungen einer wissenschaftlichen Benennung unseres Erachtens nicht entsprechen; denn diese verlangt auch für den Begriff der „Lebensweise" ein international gültiges Wort, das analog den Worten „Morphologie", „Physiologie" usw. aus griechischen Wurzeln gebildet ist.

Um diesem Bedürfnis abzuhelfen, wäre der in England[8] und Nordamerika[9] eingeführte Name Bionomie (bionomics) für die Lebensweise der Tiere und

---

[1] Vgl. zum Beispiel O. Hertwig, Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert, Jena 1900.

[2] Pensieri sulla Biologia vegetale etc. Nuovo Cimento XXV. Pisa 1867.

[3] Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1895, v.

[4] Biologie der Pflanzen, Wien 1902, 1.

[5] Leitfaden der Botanik für die oberen Klassen der Mittelschulen[2] (1901) 1.

[6] Vgl. Wasmann, Biologie oder Ethologie? (Biolog. Zentralblatt XXI [1901], Nr 12, 391—400.)

[7] Was heißt Biologie? (Natur und Schule I [1902], Hft 8, 449 ff.)

[8] Vgl. z. B. G. K. Marshall und E. B. Poulton, Five years observations and experiments on the bionomics of South-African Insects. (Transactions Entomolog. Society London 1902, part 3.)

[9] Vgl. Ch. S. Minot, The problem of consciousness in its biological aspects (Proceedings American Association for the Advancement of Science XXXI 272).

Pflanzen vielleicht am geeignetsten; denn er bringt „die äußeren Lebensgesetzmäßigkeiten“ (βιός-νόμος) derselben zum treffenden sprachlichen Ausdruck, bedeutet somit dasselbe, was wir als „Biologie im engeren Sinne“ definierten und vermeidet zugleich die Doppeldeutigkeit des Wortes „Biologie“. Sollte daher die neue Benennung „Bionomie“ für die Kunde von der Lebensweise der Tiere und Pflanzen auch bei uns in Deutschland zur allgemeinen Geltung gelangen, so hätten wir wahrlich nichts dagegen einzuwenden. Unterdessen möge es uns jedoch gestattet sein, die alte Ausdrucksweise beizubehalten.

Um den Inhalt des Begriffes „Biologie“ und zugleich auch die mannigfachen Ausgestaltungen, die er mit dem Fortschritte unseres Wissens im 19. Jahrhundert erfahren hat, klarer zu veranschaulichen, dürfte folgendes Gleichnis nicht ungeeignet sein.

Die Biologie im weitesten Sinne, welche die gesamte Kunde von den Lebewesen umfaßt, ist ein hoher, dreifach verästelter und reichverzweigter Baum, dessen Stamm und Äste und Zweige die biologischen Wissenschaften sind. Die Krone des Baumes wird von den obersten Verzweigungen des Hauptastes, der Lebenskunde des Menschen, gebildet. Sie heißt Anthropologie, und der oberste ihrer Zweige, bereits in das Gebiet der Geisteswissenschaften hineinragend, ist die Psychologie des Menschen und der Völker. Unter ihm folgt die menschliche Biologie im engeren Sinne, dann die Physiologie, die Morphologie und die Entwicklungsgeschichte des Menschen, alle wiederum mit zahlreichen Seitenzweigen, welche großenteils dieselben Namen tragen wie die entsprechenden Zweiglein des zoologischen Astes. Andere Zweige der Krone, wie die Ethnologie und die Archäologie, die Psychopathologie und die Medizin, haben eigene Namen, zu denen sich am zoologischen Aste nur analoge Bezeichnungen wiederfinden.

Unterhalb der Krone geht ein mächtiger Seitenast vom Hauptstamme der biologischen Wissenschaften ab; er heißt Zoologie oder Tierkunde. Seine Hauptzweige sind die Tierpsychologie und die Tierbiologie (Tierbionomie), die Physiologie, die Morphologie und Morphogenie (Entwicklungsgeschichte) der Tiere. An jedem dieser Zweige ist im 19. Jahrhundert ein kleiner Wald von Zweiglein gewachsen, von denen wir hier nur wenige namhaft machen können. Aus der Tierbiologie (Tierbionomie) entsproß die Kunde von der Ernährungsweise der Tiere (Trophologie) und die Kunde von ihrer Wohnungsweise (Ökologie) sowie von ihrer örtlichen Verbreitung (Tiergeographie), ferner die biologische Parasitenkunde und die Kunde von der Vergesellschaftung (Symbiose) verschiedener Tiere untereinander oder mit bestimmten Pflanzen; aus ihr entsproß weiter die biologische Ameisenkunde und Termitenkunde, und als eines der fruchtbarsten Zweiglein der neueren Biologie die Kunde von der Lebensweise der Ameisengäste und Termitengäste. Nicht minder reich an modernen Sprößlingen ist die Physiologie der

Tiere. Wir nennen hier nur die Nervenphysiologie, die sich mit ihren Zweigen, der Hirnphysiologie, der Physiologie der äußeren Sinnesorgane und der nervösen Leitungsbahnen gerne an die Stelle der angeblich „veralteten“ Tierpsychologie setzen möchte[1]. Noch mannigfaltiger hat sich die moderne Morphologie ausgestaltet, in der Systematik einerseits und in der eigentlichen Morphologie anderseits, welch letztere wieder in eine äußere und innere Morphologie sich gliedert, während die innere abermals in die mächtig entwickelten Zweige der topographischen Anatomie, der Histologie (Gewebelehre) und der Cytologie (Zellenlehre) sich teilt. Alle diese morphologischen Zweige haben übrigens auch am physiologischen Aste ihre entsprechenden Vertreter, in der Physiologie der Organe, der Gewebe und der Zellen. Die Morphogenie oder Entwicklungsgeschichte der Tiere weist zwei große Zweige auf: die Ontogenie oder individuelle Entwicklungsgeschichte und die Phylogenie oder Stammesgeschichte. Die Ontogenie verzweigt sich wieder in die Embryologie oder Keimesgeschichte und die Lehre von der postembryonalen Entwicklung, welche die Erscheinungen der Metamorphose, des Generationswechsels usw. studiert. Schließlich ist auch noch die Tierpathologie als Zweig des mächtigen zoologischen Astes zu nennen. Die Tiergeographie haben wir bereits oben als einen Zweig der Tierbionomie kennen gelernt.

Näher der Wurzel des Stammes geht der unterste Seitenast von dem biologischen Wissensbaume ab; er heißt die Botanik oder Pflanzenkunde. Der vornehmste Zweig des zoologischen Astes, die Tierpsychologie, hat an dem botanischen Aste keinen entsprechenden Vertreter, weil der Pflanze das Sinnesleben fehlt und selbst die empfindsamsten ihrer Mitglieder es in ihren Reizbewegungen nur bis zu einer schwachen Analogie mit dem sinnlichen Erkenntnisleben bringen[2]. Dagegen finden wir zu den übrigen Zweigen des zoologischen Astes eine beträchtliche Anzahl Stammesvettern auch am botanischen Aste wieder: neben der Biologie (Bionomie) der Pflanzen, aus der auch die Pflanzengeographie erwächst, ihre Physiologie und Morphologie, ihre Anatomie[3] und Cytologie usw., endlich auch die Phytopathologie. Ein ganz verdächtig üppig und giftig aussehendes Zweiglein, das zu dem „Medizin“ genannten Zweige der Krone kühn hinaufstrebt, zeichnet den botanischen Ast noch besonders aus; es heißt die Bakterienkunde. Zum

[1] Vgl. hierüber unsere Abhandlung: Nervenphysiologie und Tierpsychologie (Biolog. Zentralblatt XXI [1901], Nr 1, 23—32).

[2] Manche neueren Botaniker wollen diese Analogie — allerdings irrtümlich — in eine wirkliche Gleichheit (Homologie) verwandeln. Vgl. z. B. Haberlandt, Die Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, Leipzig 1900.

[3] Der Unterschied zwischen Anatomie und Histologie ist hier minder ausgeprägt, weil die pflanzlichen Gewebe sich nicht so scharf zu Organen differenzieren wie im Tierreich.

Glück hat dasselbe Zweiglein auch seine minder giftige Seite in den Erscheinungen der Gärung und der Stickstoffassimilation, durch die es dem Menschen vielfach heilsam wird.

Zu unserer Verwunderung sehen wir an dem Baume auch ein paar scheinbar abgestorbene Äste von bedeutendem Umfange; sie gehen seitlich ab von der Ursprungsstelle des zoologischen wie des botanischen Astes und heißen Paläozoologie und Paläophytologie. Aber diese Wissenszweige sind keineswegs tot, obwohl sie die toten Vorfahren unserer heutigen Tier- und Pflanzenwelt zum Gegenstande haben.

In dem Stamme, der die Krone und die Äste des biologischen Wissensbaumes mit ihren Zweigen und Zweiglein trägt, steigt ein Strom von wissenschaftlichen Lebenssäften auf; es sind dies die vergleichenden und verallgemeinernden Elemente der biologischen Wissenschaften, die das einheitliche Verständnis für den Zusammenhang aller Teile des Baumes liefern und zugleich sein Wachstum uns erklären. Die vergleichende Psychologie schafft eine innere Verbindung zwischen dem zoologischen Aste und der Krone; die vergleichende Biologie und Physiologie, die vergleichende Morphologie, Anatomie und Histologie, die vergleichende Zellenlehre und die vergleichende Entwicklungsgeschichte senden ihre verbindenden Lebensadern durch sämtliche Äste und Zweige des ganzen großen Baumes. Auch die Chemie und Physik und speziell die Mechanik der organischen Gebilde sind in den Wurzeln des Baumes als „Biochemie" und „Biophysik" vertreten und verbinden ihn mit dem umgebenden Erdreich der anorganischen Wissenschaften. Die Quintessenz aber aus allen Lebenssäften des biologischen Wissensbaumes ist der wissenschaftliche Begriff des Lebens, und der Stamm des Baumes, der alle diese Äste und Zweige trägt und ernährt, ist die Wissenschaft vom Leben.

2. Die älteste Entwicklung der Biologie.

Das ist also der Baum der biologischen Wissenschaften, der im 19. Jahrhundert so kühn aufgeschossen ist und an seinen früher noch fast kahlen Ästen eine unübersehbare reiche Fülle von Zweigen und Blättern und Blüten und Früchten entwickelt hat. Sehen wir nun zu, von wannen dieser Baum stammt, und wie es ihm in seiner Jugendzeit erging, als er noch ein kleines Bäumchen war.

Der biologische Wissensbaum ist nicht erst im Jahre 1800 gepflanzt worden; er ist auch nicht in der Neujahrsnacht 1801 plötzlich zu einem Stamme geworden, der kräftig genug war, um alle die Zweige und Zweiglein zu treiben, die das neue Jahrhundert ihm bringen sollte. Sein Alter ist ein viel höheres; es reicht um mehrere tausend Jahre in die Vergangenheit zurück. Der Keim dieses Baumes wurde bereits in das Erdreich

gesenkt, als Gott dem Leibe des ersten Menschen „den Geist des Lebens einhauchte", wie die Heilige Schrift in bildlicher Redeweise so schön sagt. Der Hauch des göttlichen Geistes, der im Menschen lebt, sein alles umfassender Verstand mit seinem alles ergründenden Wissensdurste, ist die geheime Triebkraft, die innere Lebenskraft jenes Baumes. Dieser Wissenstrieb regte sich im Menschen von jeher, nicht bloß bei den zivilisierten Kulturvölkern, sondern auch bei den wilden Naturkindern. Wie der Eskimo noch heute seine zum Strecken der Pfeile dienenden Geräte aus Wallroßzahn kunstreich mit Hundeköpfen und eingeritzten Figuren von Renntieren und Vögeln und Menschen verziert, zum Beweise, daß die Formen der ihn umgebenden Lebewesen seinem Geiste sich tief eingeprägt haben, so grub einst der diluviale Höhlenmensch Mitteleuropas rohe Zeichnungen von Fischen und Wildpferden und andere Tierfiguren auf Renntierknochen ein. Wenn auch die berühmte Abbildung eines wollhaarigen Mammut mit langer Mähne, die auf einem Stück Mammutzahn sich fand, vielleicht nicht als echt sich erweist, und die noch viel feinere Gravierung eines grasenden Renntieres auf einem Renntiergeweih aus dem Keßler Loche ziemlich sicher eine moderne Fälschung ist, so bleiben doch nach J. Ranke[1] noch echte Fundstücke genug übrig, auf denen der Diluvialmensch durch bildliche Wiedergabe der ihn umgebenden Tierformen schon einige Jahrtausende vor Beginn der christlichen Zeitrechnung seine biologische Beobachtungsgabe betätigt und verewigt hat. Dasselbe hohe Alter der Biologie beweisen auch die zahlreichen Tierfiguren auf den ältesten ägyptischen Denkmälern.

Wann der im Menschengeiste ruhende Keim der biologischen Forschung zum erstenmal eine wissenschaftliche Gestalt annahm und als junges Pflänzchen aus dem Erdreich hervortrat, läßt sich schwer bestimmen. Wir kennen jedoch einen berufsmäßigen Gärtner und geschickten Pfleger des Bäumchens, der 300 Jahre vor Christus lebte. Es ist der alte Stagirite Aristoteles. Er verdient es, der Vater der biologischen Wissenschaft genannt zu werden. Seine klassischen Werke Historia animalium, De partibus animalium und De generatione animalium sind die Grundpfeiler der wissenschaftlichen Systematik und Biologie, der Morphologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte geworden. Er erwähnt in seinen Schriften bereits die stattliche Zahl von etwa 500 Tierarten[2]. Da er manche andere sehr gemeine und im alten Griechenland ihm seinerzeit ebenfalls begegnende Formen nicht nennt, so müssen wir daraus schließen, daß es ihm nicht nötig erschien,

[1] Der Mensch[2] II, Leipzig und Wien 1894, 459 ff.

[2] Auf die Verteilung derselben auf die verschiedenen Klassen der Tiere kann hier nicht eingegangen werden. Günther (Handbuch der Ichthyologie [1886] 3) bemerkt: „Die Zahl der Aristoteles bekannten Fische scheint beiläufig 115 gewesen zu sein."

auf alle ihm bekannten Tiere einzugehen. Seine Haupteinteilung der Tiere in ἔναιμα oder Bluttiere (richtiger rotblütige Tiere) und ἄναιμα oder blutlose Tiere (richtiger Tiere mit farblosem oder keinem Blute) ist sachlich gleichbedeutend mit der neueren Einteilung in Wirbeltiere und Wirbellose. Die acht γένη μέγιστα oder obersten Gattungen der aristotelischen Systematik entsprechen ungefähr den Hauptklassen des Tierreichs von heute. Der Begriff εἶδος oder species, Art, der von ihm ebenfalls zuerst eingeführt wurde, ist die Grundlage des modernen Speziesbegriffes. Aber der große Philosoph von Stagira war nicht bloß ein bahnbrechender Systematiker, er war auch ein ebenso hervorragender Morpholog und Anatom, Biolog und Embryolog. Er verglich die verschiedenen Tierformen und deren Bau untereinander, er beschäftigte sich mit der Lebensweise und der Entwicklungsgeschichte der Tiere. Wie groß Aristoteles als Biologe dasteht, geht daraus hervor, daß manche seiner Entdeckungen erst im 19. Jahrhundert zum zweitenmal entdeckt und für nagelneue Triumphe der modernen Wissenschaft gehalten wurden. Aristoteles wußte bereits, daß manche Haie nicht nur lebendige Junge gebären, sondern daß bei ihnen auch die Ernährung der Jungen vor ihrer Geburt auf ähnlichen Vorrichtungen beruht wie bei den Säugetieren (Plazentabildung). Erst der berühmte Anatom und Physiolog Johannes Müller (1801 bis 1858) machte diese Entdeckung zum zweitenmal. Ferner kannte Aristoteles bereits den Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Kopffüßlern (Cephalopoden) und hatte schon bemerkt, daß die jungen Tintenfische einen dem Munde genäherten Dottersack besitzen. Auch diese uralten aristotelischen Entdeckungen wurden durch die neueste Forschung glänzend bestätigt. Was endlich die Pflanzenkenntnis der aristotelischen Zeit anlangt, gibt uns das Werk von Bretzl[1] ganz überraschende Aufschlüsse über die Ausdehnung und die bedeutenden Ergebnisse jener Forschungen.

Bei der wohlverdienten Autorität, welche Aristoteles als Vater der Biologie besaß, bei dem riesigen Schatze von Wissensmaterial, das, allerdings mit manchen Irrtümern untermischt, in seinen Werken zusammengetragen und geordnet sich findet, wird es einigermaßen begreiflich, weshalb man 2000 Jahre lang auf biologischem Gebiete fast nur Aristoteles studierte und Aristoteles zitierte und Aristoteles exzerpierte und Aristoteles kommentierte. Was Plinius der Jüngere in diesem Fach geleistet hat, ist unbedeutend im Vergleich zu dem Werke seines großen Vorgängers und stellt sogar in mehrfacher Beziehung einen Rückschritt dar. Plinius aber war wiederum die Hauptquelle für die meisten späteren „Naturforscher" des Altertums und des Mittelalters, welche aus ihm ihre biologischen Kenntnisse schöpften und auch

---

[1] Die botanischen Forschungen des Alexanderzuges, Leipzig 1903. Vgl. das Referat im Botanischen Zentralblatt XCIII (1903) 97 ff.

alle die Fabeln, die in des Plinius Tiergeschichte Aufnahme gefunden, für bare Münzen nahmen, ohne dieselben auf ihren Wert zu prüfen. Ein Musterwerk dieser Art ist der berühmte Physiologus oder das Bestiarium, in welchem die gesamte zoologische Legendenliteratur mit erbaulichen Nutzanwendungen sich zusammengestellt findet.

Es wäre jedoch ungerecht, wenn man nicht zugleich auch anerkennen wollte, daß bereits unter den großen Scholastikern des 13. Jahrhunderts eine Reihe von Männern sich fand, bei denen das Streben nach selbständiger naturwissenschaftlicher Forschung erwachte. Wir meinen hier neben Thomas von Cantimpré und Vinzenz von Beauvais besonders Albert den Großen[1], von dessen Schrift über die Tiere Viktor Carus in seiner „Geschichte der Zoologie" (S. 226) zugesteht, daß dieselbe gegenüber den zoologischen Schriften der beiden erstgenannten „als ein viel durchgearbeiteteres, mit größerem Selbstbewußtsein verfaßtes Werk sich erweise"; zudem war Thomas von Cantimpré ein Schüler des Albertus[2], während Vinzenz von Beauvais den Albertus wiederholt zitiert, also aus ihm geschöpft hat. Obwohl Albertus Magnus wie alle seine Vorgänger hauptsächlich auf Aristoteles sich stützte, strebte er doch mehr als jene danach, auch selbständige Leistungen beizufügen. Von den 26 Büchern seiner „Schrift über die Tiere" [3] entsprechen 19 den betreffenden aristotelischen Büchern, während 7 eigenen Ursprunges sind. Das erste derselben (das 20.) handelt allgemein von der Natur der tierischen Körper, das zweite (21.) von den Vollkommenheitsgraden derselben, eine ganz moderne Einteilungsidee, die übrigen 5 Bücher schildern die Tiere einzeln, und zwar innerhalb der größeren Gruppen alphabetisch. Aus diesen letzten 7 Büchern erhellt bereits zur Genüge, daß ihr Verfasser sich nicht damit begnügte, Aristoteles zu kommentieren, sondern daß er dessen Werk durch eigene Forschungsergebnisse zu vervollständigen suchte.

---

[1] Vgl. F. A. Pouchet, Histoire des Sciences naturelles au moyen-âge ou Albert le Grand et son époque considérés comme point de départ de l'école expérimentale, Paris 1853. Ferner Fr. Ehrle S. J., Der selige Albert der Große, in den Stimmen aus Maria-Laach XIX (1880). G. v. Hertling, Albertus Magnus. Beiträge zu seiner Würdigung. Festschrift, Köln 1880. E. Michael S. J., Geschichte des deutschen Volkes vom 13. Jahrhundert bis zum Ausgang des Mittelalters III (1903) 445—460.

[2] Ersterer nennt sich selbst einen auditor eius per multum tempus (Thomas Cantipratanus, Bonum universale, Duaci 1627, l. 2, c. 57, § 50, p. 576. Vgl. E. Michael S. J., Albert der Große, in Zeitschr. f. kathol. Theologie 1901, 1. Hft, 43.) Daher beruht die Ansicht Bormans, welcher auch V. Carus in seiner „Geschichte der Zoologie" (S. 227) beipflichtet, daß Thomas von Cantimpré „eine Hauptquelle" für des Albertus Schrift über die Tiere gewesen sei, wahrscheinlich auf einem Irrtum.

[3] In der im Jahre 1890 begonnenen Pariser Gesamtausgabe (bei Vivès) der Werke des Albertus Magnus enthält der Band XI (De animalibus pars prior) und Band XII (De animalibus pars altera) jene „Schrift über die Tiere".

Während die sieben Bücher des Albertus Magnus De vegetabilibus et plantis, welche die Botanik desselben bilden, eine sorgfältige und gerechte Würdigung durch einen Fachmann[1] gefunden haben, wurde die weit bedeutendere Zoologie des Albertus, welche in den Libri 26 de animalibus enthalten ist, bisher von fachwissenschaftlicher Seite viel zu wenig berücksichtigt. V. Carus widmet ihr zwar in seiner „Geschichte der Zoologie"[2] einige Seiten, ohne jedoch in die Details näher einzugehen. Zudem läßt der antikirchliche Standpunkt des Beurteilers eine völlige Objektivität nicht zu. Um so bemerkenswerter dürfte es sein, daß Carus sich zu dem Geständnisse veranlaßt sieht: „Albert, welchem der Zuname der Große bereitwillig zugestanden werden kann, ist jedenfalls die bedeutendste literarische Erscheinung auf dem Gebiete der Naturwissenschaften im 13. Jahrhundert" (S. 224). Wenn Carus dem von ihm selber (S. 236) ausgesprochenen Grundsatze, man dürfe Albert den Großen, um ihn als Zoologen gerecht zu beurteilen, nicht nach dem Maßstabe eines modernen Naturforschers messen, wirklich getreu geblieben wäre, so würde sein Urteil über die Zoologie des Albertus wahrscheinlich günstiger ausgefallen sein.

Obwohl Albert der Große als Zoolog sich von den mannigfachen Vorurteilen und Fabeln seiner Vorgänger nicht vollständig loszureißen vermochte, so besteht sein Verdienst doch nicht etwa bloß darin, daß er von Plinius zu Aristoteles zurückkehrte, sondern vorzüglich in der Anbahnung einer selbständigen Forschung, die nicht blindlings auf Autoritäten vertraut, sondern selber zusieht[3]. An sehr vielen Stellen seiner Schrift

---

[1] E. Meyer, Geschichte der Botanik IV, Königsberg 1857.

[2] München 1872, 224—237.

[3] Männer wie Albertus Magnus widerlegen zur Genüge die von gewissen darwinistischen Tendenzschriftstellern gemachte Entdeckung, daß das Christentum „den naturwissenschaftlichen Forschungsgeist erstickt" und „eine feindselige Stimmung gegen jede geistige Beschäftigung mit Naturobjekten herbeigeführt" habe. Leider sind derartige einseitige Auffassungen auch in neuere Lehrbücher der Zoologie übergegangen (vgl. z. B. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie[5] [1900] 7). Auf einen Albert den Großen können die folgenden Worte Hertwigs keine Anwendung finden: „Die Frage, wieviel Zähne das Pferd besitzt, wurde in vielen Streitschriften abgehandelt, welche das schwere Geschütz der Autoren in das Feld führten, ohne daß aber einer der Gelehrten Veranlassung genommen hätte, einem Pferde in das Maul zu sehen." Es gereicht dem Verfasser des genannten vortrefflichen Lehrbuches der Zoologie zur Ehre, daß dieser Satz in der seither erschienenen 6. Auflage (1903) S 7 ausgefallen ist. Wir wollen überhaupt hoffen, daß man den mittelalterlichen Leistungen auf dem Gebiete des naturwissenschaftlichen Unterrichts allmählich eine gerechtere Würdigung zu teil werden läßt, indem man an sie einen vorurteilsfreieren Maßstab anlegt. Vgl. auch J. Norremberg, Der naturwissenschaftliche Unterricht in den Klosterschulen (Natur und Schule III [1904], 4. Hft, 161—169).

über die Tiere beruft er sich auf seine eigenen Untersuchungen und fügt häufig der Beschreibung die Bemerkung bei, daß er die betreffenden Objekte selber gesehen oder sogar in seiner Sammlung besitze. Mit besonderer Vorliebe scheint er sich mit der Lebensweise der Falken beschäftigt zu haben, der er mehrere Kapitel widmet. Er erzählt ferner, wie er zu zoologischen Zwecken ins Meer hinausfuhr und am Strande einer Insel zehn bis elf verschiedene Arten „blutloser Meertiere" sammelte. Nachdem er die verschiedenen Sagen über die Fortpflanzung der Fische berichtet, fügt er bei: „Ich glaube, daß von allem diesem nichts wahr ist; denn ich habe selbst fleißige Beobachtungen angestellt und die ältesten Fischer am Meere und an den Flüssen darüber befragt", worauf er dann das Resultat seiner Beobachtungen und Erkundigungen mitteilt. Er erklärt es ferner aus eigener Anschauung für falsch, daß die linken Beine des Dachses kürzer seien als die rechten; er verweist die auf den Bäumen wachsende Baumgans[1] und andere zoologische Märchen in das ihnen zukommende Gebiet der Fabel usw. Allerdings sind seine Angaben noch mit manchen Irrtümern untermischt. Er schreibt den Fliegen außer den ganz richtigen zwei Flügeln acht Beine zu, wobei wir noch erwähnen wollen, daß sein großer Schüler Thomas von Aquin in den entgegengesetzten entomologischen Irrtum verfiel, indem er die Ameisen unter die reptilia quadrupedia rechnete[2]. Daß es ihm endlich nicht möglich war, bei Schilderung exotischer Tiere die alten Märchen zu berichtigen, braucht wohl kaum erwähnt zu werden; auch bei Albertus schießt das Stachelschwein seine Stacheln als Pfeile auf den Feind ab, das wilde Einhorn wird im Schoße der Jungfrau zahm usw. Man muß eben bedenken, daß einem deutschen Naturforscher des 13. Jahrhunderts für seine Kenntnis der fremdländischen Tiere keine andern Quellen zu Gebote standen als die alte Fabelliteratur. Wie sehr Albertus bemüht war, authentische Berichte auch über solche Tiere zu erlangen, die er nie gesehen, geht beispielsweise aus seiner trefflichen Schilderung der damals üblichen Methoden des Walfanges hervor.

3. Die Entwicklung der systematischen Zoologie und Botanik.

Als mit dem Beginne der Neuzeit das Zeitalter der Entdeckungen gekommen war und das Interesse für Naturstudien einen neuen Aufschwung nahm, begann der Baum der biologischen Wissenschaften bereits in ver-

[1] Die Veranlassung zu dieser Fabel hat wohl die zu den Rankenfüßern (Cirripidien) unter den Krustentieren gehörige „Entenmuschel" *(Lepas anatifera)* gegeben, welche sich häufig an schwimmende Baumstämme ansetzt.

[2] In der Summa Theologiae 1. q. 72 ad 2. Unter reptilia verstand er nicht unsere modernen Reptilien, sondern alle Tiere, die keine oder nur „kurze" Beine besitzen, mittels derer sie ihren Körper parallel zur Unterlage bewegen.

schiedene Äste und Zweige sich zu teilen, von denen einer nach dem andern heranwuchs. Wir müssen auch in unserer Darstellung diesem Teilungsprozesse uns anschließen; deshalb betrachten wir im folgenden zunächst die Entwicklung der Systematik[1], während die Entwicklung einiger anderer Zweige später folgen wird.

Naturgemäß war die äußere Formenmannigfaltigkeit der Tier- und Pflanzenwelt das erste, was den Blick der Forscher auf sich zog, bevor er in die Geheimnisse der Formbestandteile, der Gestaltungsprozesse und der Lebenserscheinungen der Organismen tiefer einzudringen versuchte. Demnach mußte die systematische Zoologie und mit ihr die scientia amabilis, die systematische Botanik, den übrigen Zweigen der biologischen Wissenschaften in der Entwicklung voraneilen. Wir können hier nur die hervorragendsten Pioniere der neueren Systematik kurz erwähnen. Der Engländer Edward Wotton schrieb 1552 sein Werk De differentiis animalium, in welchem er zum System des Aristoteles zurückkehrte und dasselbe zugleich weiter ausbildete, indem er die Gruppe der Pflanzentiere oder Zoophyten als neue Abteilung hinzufügte. Sein Landsmann John Ray (1628—1704) bestimmte den aristotelischen Artbegriff näher. Von besonderem Werte für die systematische Botanik sind seine Werke Methodus plantarum nova (1682) und Historia plantarum (1686); für die systematische Zoologie wurden Rays synoptische Bearbeitungen verschiedener Tierklassen bedeutungsvoll, besonders die 1693 erschienene über die Vierfüßer und Schlangen. So bereitete Ray, der Sohn eines englischen Hufschmiedes, den Weg für den großen schwedischen Ritter Karl v. Linné, der 1707 als Sohn eines protestantischen Predigers in Rashult geboren wurde. Ein Jahr nach der Geburt Linnés starb sein bedeutendster Vorläufer auf botanischem Gebiete, der Franzose Joseph Pitton de Tournéfort (1650—1708), der in seinen Elémentes de botanique ou methode pour connaitre les plantes (1694) den Begriff der heutigen Pflanzenfamilien und Pflanzengattungen begründete.

Mit Linné (1707—1778) tritt der Baum der biologischen Wissenschaften in ein neues Entwicklungsstadium ein. Er erstarkte durch ihn zu einem mächtigen, reichgegliederten Stamme von festem Kernholz, der eine solide Stütze für den Wald von Zweigen zu bieten vermochte, die im 19. Jahrhundert an ihm entsprießen sollten. Durch wiederholte Reisen nach Mitteleuropa und durch Benutzung der größten naturhistorischen Sammlungen seiner Zeit bot sich dem eisernen Fleiße Linnés der Stoff für ein Universalwerk, das einzig in seiner Art dasteht und von epochemachender

[1] Vgl. auch R. Burckhardt, Zur Geschichte der biologischen Systematik, Basel 1903. (Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. Basel XVI.)

Bedeutung für die Geschichte der biologischen Wissenschaften wurde. Dieses Werk heißt Systema naturae; es erschien 1735 in erster Auflage, 1796 bereits in zwölfter; nach dem Tode des Verfassers wurde noch eine dreizehnte Auflage durch Gmelin besorgt, die heutzutage in den Bibliotheken die gewöhnliche ist.

Der hohe Wert von Linnés Systema naturae liegt nicht bloß darin, daß es die sämtlichen schon früher beschriebenen Tier- und Pflanzenformen systematisch gruppierte und durch eine ungeheuer große Zahl neuer Formen vermehrte, sondern vor allem darin, daß es zum erstenmal eine feste wissenschaftliche Terminologie in Gestalt der binären Nomenklatur schuf und statt unklarer, langatmiger Beschreibungen präzise Diagnosen von lakonischer Kürze einführte. Dieses Werk Linnés hat für die Entwicklung der beschreibenden Naturwissenschaften ungefähr dieselbe Bedeutung, welche die Einführung der Schriftsprache für die geistige Entwicklung eines Volkes besitzt. Bevor es noch Grammatik und Wörterbuch einer Sprache gibt, ist dieselbe erst ein wissenschaftlicher Embryo; es fehlen ihren Lebenselementen die festen Kristallisationspunkte, es fehlt ihnen das Knochengerüst, um das sie sich als geordnete Glieder zusammenschließen können.

Was die binäre Nomenklatur ist, brauchen wir unsern Lesern wohl nicht weitläufig zu erklären. Sie belegt jede Tier- und Pflanzenart mit einem wissenschaftlichen Doppelnamen (daher „binär"), der aus einem Gattungs- und einem Artnamen besteht, welche beide ihrer Form nach wenigstens latinisiert sind und eine Beständigkeit, Allgemeingültigkeit und Unveränderlichkeit besitzen, durch welche die Willkür der mannigfach schwankenden Vulgärnamen ausgeschlossen wird. Der allgemeine substantivische Gattungsname erhält durch den seiner Bedeutung nach adjektivischen Artnamen die differentia specifica. *Canis familiaris, Carabus auratus* und *Carabus nitens* können hierfür als typische Beispiele gelten. Indem der Namengeber diesen Namen eine prägnante Beschreibung des Tieres als Artdiagnose beigab, und indem ferner hinter dem Artnamen der Name des Autors, der die betreffende Art zuerst unter diesem Doppelnamen beschrieb, in abgekürzter Fassung beigefügt wird — z. B. *Carabus auratus* L. (Linné) —, weiß man künftig schon bei der bloßen Aufführung des Artnamens ein für allemal, welche Form damit bezeichnet werden soll. Dadurch wird der Name *Carabus auratus* L. zu einer allgemein kenntlichen wissenschaftlichen Etikette, die an Klarheit und Einfachheit nichts zu wünschen übrig läßt. Das ganze zoologische und botanische System stellt durch die binäre Nomenklatur einen wohlgeordneten und leicht übersichtlichen Fachkatalog dar, dessen erste Abfassung durch Linné von unschätzbarem Werte für die riesige Bibliothek des biologischen Wissens war. Die geniale Idee, auf eine so einfache Weise die ganze ungeheure Formenmannigfaltigkeit der

Tier- und Pflanzenwelt logisch zu ordnen, ist dem Ei des Kolumbus vergleichbar: bevor Linné kam, wußte niemand, wie er es aufstellen sollte; nachdem es aber durch Linné einmal stand, sah jeder, wie er es nachzumachen habe.

Karl v. Linné ist durch sein Systema naturae der Vater der modernen Systematik geworden. Sein Nomenklatursystem ist bis auf den heutigen Tag das maßgebende und wird es voraussichtlich auch in Zukunft bleiben. Die zoologischen Nomenklaturgesetze, welche bei den neuesten internationalen Zoologenkongressen von einer eigens hierzu ernannten Kommission am Schlusse des 19. Jahrhunderts ausgearbeitet[1] und in den wissenschaftlichen Kreisen allgemein angenommen wurden, sind nichts weiter als eine folgerichtige Durchführung und ins einzelne gehende Spezialisierung der Linnéschen Grundprinzipien. Auch die Deutsche Zoologische Gesellschaft beschloß auf ihrer Jahresversammlung 1891 die Wahl einer besondern Kommission zur einheitlichen Regelung der zoologischen Nomenklatur[2]. Um eine feste Basis für die Lösung strittiger Prioritätsfragen zu schaffen, ließ die Deutsche Zoologische Gesellschaft überdies eine neue Ausgabe der zehnten Auflage (1758) des Systema naturae von Linné veranstalten, wodurch das Jahr 1758 als Normalpunkt der zoologischen Systematik und die von Linné in jener Auflage aufgestellten Gattungsnamen als Normalnamen fixiert wurden. Mit der botanischen Nomenklaturfrage befaßt sich neuerdings die internationale Botanikervereinigung auf den internationalen Botanikerkongressen. Die erste Tagung derselben war zu Paris 1900; die zweite wird zu Wien 1905 sein.

Linnés Systema naturae ist ein Universalwerk, das nur einmal möglich war, wenigstens für einen Mann. Durch die Weiterentwicklung der systematischen Zoologie und Botanik, bewirkt durch das nähere Studium der europäischen Fauna und Flora sowie durch die Erforschung fremder Erdteile, durch die ein ungeheuer reiches und stetig wachsendes Formenmaterial geliefert ward, hat das Gebäude der Systematik eine solche Riesen-

[1] Règles de la Nomenclature des êtres organisés, adoptées par les Congrès Internationaux de Zoologie, Paris 1889 et Moskou 1892 (Paris 1895); Report on rules of Zoological Nomenclature, to be submitted to the fourth International Congress at Cambridge by the International Commission for Zoological Nomenclature (Bericht über Regeln der zoologischen Nomenklatur, dem IV. internationalen zoologischen Kongreß in Cambridge vorgelegt von der internationalen Nomenklatur-Kommission) Leipzig 1898; Règles de la Nomenclature Zoologique adoptées par le cinquième Congrès International de Zoologie, Berlin 1901. (In den Verhandl. des V. internat. Zoologenkongresses, Jena 1902, 947—960 in französischer und 961 bis 972 in englischer Sprache.)

[2] S. die Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1891, 47; 1892, 13; 1893, 89 ff.

größe erreicht, daß kein einzelner Menschengeist, selbst nicht das Genie eines Aristoteles, es in seinen Einzelheiten zu umfassen und in sich aufzunehmen vermöchte. Wir können bis 1901 die Gesamtzahl der wissenschaftlich beschriebenen Tierarten auf mindestens 500 000 schätzen, von denen mehr als die Hälfte auf die Klasse der Insekten entfällt. Allein schon die Zahl der bisher beschriebenen Käferarten dürfte mit 100 000 eher zu niedrig als zu hoch angegeben sein. Das Pflanzenreich schätzt man gegenwärtig auf beiläufig 200 000 beschriebene Arten in ungefähr 11 000 Gattungen; auf die Kryptogamen kommen etwa 50 000 Arten.

Um nun das gewaltige Material der systematischen Tierkunde, das in unzähligen Einzelarbeiten in zahllosen wissenschaftlichen Zeitschriften und Werken zerstreut ist, zusammenzufassen, hat die Deutsche Zoologische Gesellschaft auf ihrer ersten Generalversammlung 1891 beschlossen, ein großes systematisches Universalwerk unter dem Titel Species animalium recentium oder Das Tierreich herauszugeben, welches die Beschreibungen sämtlicher bisher bekannter lebender Tierarten in systematischer Ordnung enthalten soll. Der große Plan, den zu Linnés Zeiten ein Mann auszuführen vermochte, kann heute nur durch eine über zahlreiche Arbeitskräfte und reiche Geldmittel verfügende wissenschaftliche Gesellschaft verwirklicht werden, und auch so noch bleibt es fraglich, ob das neue „Tierreich" bis Anno 2000 fertig sein wird. Wir haben auf Grund der entomologischen Literatur eine genaue Berechnung angestellt, deren Ergebnis vielleicht hier von Interesse ist [1].

Das ganze Werk soll in allen seinen Lieferungen nach demselben detaillierten Plane durchgearbeitet werden. Daher dürfen wir aus den bisher erschienenen 19 Lieferungen [2] auf den Umfang schließen, den das Gesamtwerk haben wird. Nun würden aber unter Zugrundelegung der Bearbeitungsweise der bisherigen Lieferungen allein für die Ordnung der Koleopteren (Käfer) nach mäßiger Schätzung 111 Bände à 500 Seiten erforderlich sein; für die ganze Klasse der Insekten wenigstens 300 Bände à 500 Seiten, für das gesamte Tierreich mindestens 500 Bände à 500 Seiten. Diese 500 Bände umfassen aber 15 625 Druckbogen; damit das Werk in hundert Jahren fertig werde, müssen somit jährlich 156 Bogen erscheinen. Tatsächlich sind jedoch seit 1897 jährlich nicht einmal 50 Bogen im Durchschnitt herausgegeben worden.

---

[1] Vgl. unsere Besprechung der ersten Lieferungen des „Tierreich" in „Natur und Offenbarung" XLIII (1897) 508; XLIV (1898) 635.

[2] Vgl. die jährlichen Berichte des Generalredakteurs des „Tierreich", Professor F. E. Schulze, auf den Jahresversammlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. Die Berliner Akademie der Wissenschaften hat jetzt die Herausgabe des Werkes übernommen.

Aber wir haben hier ja nicht die Rolle eines Schwarzsehers zu spielen; wir beabsichtigen vielmehr, unsern Lesern ein erhebendes Bild von den Fortschritten der biologischen Wissenschaften zu zeigen. Wir wollen also hoffen, daß das ganze, große Werk in absehbarer Zeit vollendet vorliege, bevor die von der Wala prophezeite Götterdämmerung eintritt, die wahrscheinlich auch eine Zoologendämmerung sein wird; wir wollen hoffen, daß die Zoologie der Zukunft noch recht viel Freude und Ehre an dieser Schöpfung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft erleben werde: jedenfalls haben wir unsern Lesern durch das obige Rechenexempel einen annähernden Begriff gegeben von der riesigen Entwicklung, welche die systematische Zoologie im Laufe des 19. Jahrhunderts zu verzeichnen hat.

Auch die moderne Botanik hat die Herausgabe großer systematischer Universalwerke unternommen, welche auf Linnéscher Grundlage das Riesengebäude der Systematik weiterführen. Das eine dieser Werke sind Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten von A. Engler und K. Prantl. Die Phanerogamen wurden noch vor Ende des 19. Jahrhunderts in einem Zeitraume von etwa 20 Jahren in elf stattlichen Bänden fertig bearbeitet, während die Kryptogamen noch der Vollendung harren. Ein anderes botanisches Universalwerk — ein Seitenstück zu den Species animalium recentium — wird im Auftrage der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin von A. Engler herausgegeben unter dem Titel Regni vegetabilis conspectus. Auch an diesem Werke, das seit Herbst 1900 erscheint, sind zahlreiche Mitarbeiter fast aller Länder beteiligt. Seiner baldigen Vollendung stehen jedenfalls geringere Hindernisse entgegen als derjenigen des „Tierreichs", wo namentlich die ungeheuer formenreiche Klasse der Insekten so große Schwierigkeiten bereitet. Aber auch diese werden hoffentlich noch glücklich überwunden werden.

In einer Beziehung stehen die genannten systematischen Unternehmungen der modernen Zoologie und Botanik allerdings nicht mehr auf dem Standpunkt von Linnés Systema naturae. Letzteres konnte sich zur Kennzeichnung der systematischen Gruppen nur äußerer Merkmale bedienen, welche manchmal Formen, die in keiner natürlichen Verwandtschaftsbeziehung stehen, zu einem künstlichen System vereinigen. Dagegen sucht die moderne Systematik für ihre Beschreibung und Einteilung der Tiere und Pflanzen auch die Ergebnisse der übrigen biologischen Wissenschaften, namentlich der Anatomie und der individuellen Entwicklungsgeschichte zu verwerten, und sie gelangt dadurch zu einem mehr oder minder gelungenen natürlichen System der organischen Formen. Trotzdem aber bleibt es wahr, daß die moderne Systematik auf den Schultern Linnés und seines Systema naturae ruht; denn ohne diese gewaltige Geistesschöpfung wären auch die heutigen „natürlichen Systeme" der Pflanzen und der Tiere unmöglich gewesen.

Allein schon die Tatsache, daß die Deutsche Zoologische Gesellschaft es für nötig erachtete, Linnés Systema naturae neu herauszugeben und überdies ein nach dem Vorbilde desselben geplantes Universalwerk auf dem Gebiete der systematischen Zoologie zu unternehmen, deutet zur Genüge den hohen Wert an, den die Systematik für die Entwicklung der biologischen Wissenschaften besitzt. Damit beweist sie aber zugleich auch die eminente Bedeutung, welche Linné als dem Schöpfer der modernen Systematik zukommt. Es macht daher einen wenig pietätvollen Eindruck, wenn man in einigen neueren zoologischen Werken Linné mit mehr oder minder klaren Worten als den Vater der „geistlosen Spezieszoologie" bezeichnet findet[1]. Für eine gewisse Klasse von „Haeckelisten" ist die Systematik gleichsam nur ein unbequemer Alter, der sie in ihren kühnen Geistessprüngen und phantasiereichen Spekulationen einzuschränken droht, weil eben die tatsächliche Formenmannigfaltigkeit der Tierwelt sich ihren Einfällen nicht fügen will, und weil ihnen zudem die Geduld dazu fehlt, sich das Wissensmaterial der

[1] Dagegen ist es nicht unberechtigt, wenn R. Hertwig in seinem „Lehrbuch der Zoologie" [5] (1900) S. 9 es rügt, daß manche Nach-Linnésche Zoologen, besonders Entomologen, die Beschreibung einer möglichst großen Zahl „neuer Arten" als das einzige Ziel ihrer Bestrebungen ansahen und dabei mehr auf die Menge als auf die Güte ihrer Leistungen achteten. Leider ist diese Klasse von Pseudosystematikern auch heute noch nicht ganz ausgestorben, die mit oberflächlichen oder sogar mit „vorläufigen" Diagnosen die fachwissenschaftliche Literatur überschwemmen und durch ihre Publikationen das Studium einer Tiergruppe nur erschweren, statt es zu fördern; denn andere, gründlichere Autoren, die aus diesen flüchtigen Beschreibungen nicht klug werden können, sind in ihrer Arbeit gehemmt, weil sie wegen des Prioritätsgesetzes selbst auf solche Originalbeschreibungen Rücksicht nehmen müssen. Man erzählt eine kaum glaubliche Anekdote von einem „wissenschaftlichen Arbeiter" aus den fünfziger Jahren, der an einem großen Museum angestellt war und für jede neue Gattung, die er aufstellte, ein Pfund Sterling, für jede neue Art einen Schilling erhielt. Damit das Geschäft flotter gehe, hatte er neben sich zwei Säcke stehen, einen mit griechischen und einen mit lateinischen Namen. Brauchte er nun einen neuen Gattungsnamen, so griff er kühn in den griechischen Sack und holte aufs Geratewohl einen Namen heraus, um das neue Genus damit zu beglücken. Bedurfte er dagegen eines neuen Artnamens, so nahm er zu dem lateinischen Sack seine Zuflucht und klebte das erste Adjektiv, das ihm in die Finger geriet, der neugebornen Spezies an. Wie zutreffend und bezeichnend die neuen Gattungs- und Artnamen ausfielen, kann man sich leicht denken; ebenso vielsagend waren auch die Diagnosen, die er als „Originalbeschreibungen" diesen Namen beifügte. Das war in der Tat eine „geistlose" Spezieszoologie. Es wäre jedoch ungerecht, für derartige Geistlosigkeiten die Spezieszoologie überhaupt verantwortlich zu machen. Auswüchse kommen an jedem Wissenschaftszweige vor, und sie sind in der systematischen Zoologie der Linnéschen Schule jedenfalls nicht häufiger als in der modernen Entwicklungslehre. Ein sprechendes Beispiel für die Geistlosigkeiten, die von darwinistischen Vertretern dieser Richtung geleistet worden sind, bietet Ernst Haeckels neuestes Buch „Die Welträtsel". Vgl. unsere Besprechung in den „Stimmen aus Maria Laach" LX (1901) 428 ff.

Systematik erst geistig zu eigen zu machen, bevor sie mit ihren Spekulationen beginnen. Aber sie vergessen dabei völlig, daß sie ohne den gestrengen Herrn Papa gar nicht existieren würden.

Die bloße Systematik ist allerdings keineswegs das Ideal der biologischen Wissenschaft. Sie ist nicht der eigentliche Zweck, sondern nur ein unentbehrliches Hilfsmittel der biologischen Forschung. Was das trockene Kernholz eines Baumes für die vom Lebenssafte durchströmten Gewebe desselben ist, das ist die Systematik für die übrigen biologischen Wissenschaften; sie bildet gewissermaßen nur das Gerüste, das Gerippe derselben. Aber wie am menschlichen Leibe das Auge dem Skelett des Fußes daraus keinen Vorwurf machen darf, daß es die Ätherwellen nicht widerspiegelt, so darf auch die moderne Morphologie und Entwicklungsgeschichte die Systematik deshalb nicht geringschätzen, weil sie vieles nicht sieht, was diese Forschungszweige entdecken. Wie im lebendigen Organismus, so gilt auch in der Wissenschaft das Prinzip der Arbeitsteilung; und je vollkommener eine Wissenschaft sich entwickelt, je reicher sie sich gliedert, desto unentbehrlicher wird eine scharfe Trennung der Formalobjekte für ihre einzelnen Unterabteilungen, wenn ein wirklicher Fortschritt erzielt werden soll.

Wenden wir diese Erwägung, deren Richtigkeit kein moderner Naturforscher bestreiten wird, auf Linnés Stellung zu den biologischen Wissenschaften an. Sein Spezialfach war die Systematik, und es war für die Wissenschaft ein Glück, daß der Geist eines Linné eben nur die Systematik und nicht etwa zugleich auch noch die Anatomie und Physiologie als Spezialfach erwählte; denn für die gedeihliche Entwicklung sämtlicher biologischer Wissenszweige war die Bildung einer festen Systematik die erste und notwendigste Voraussetzung: sonst blieb die Zoologie und Botanik ein wirres Chaos von Formen, in dem niemand sich zurechtfinden konnte. Zur Schöpfung eines systematischen Universalwerkes wie Linnés Systema naturae gehörte aber bereits damals ein ganzer Mann, der seine Arbeitskraft ungeteilt auf dieses Ziel hinlenken mußte, wenn er es erreichen wollte. Der gegen den großen Linné von seinen kleinen Erben erhobene Vorwurf, er sei bloß „ein einseitiger Systematiker“ gewesen, ist daher ebenso kurzsichtig wie undankbar.

Zweites Kapitel.

Die Entwicklung der modernen Morphologie und ihrer mikroskopischen Zweige.

1. Die Entwicklung der Anatomie bis zum 19. Jahrhundert 20. Die Anatomie der Insekten bei Malpighi und Swammerdam 21. Die vergleichende Anatomie von Bichat; G. Cuviers Typentheorie 22.

2. Die ältere Geschichte der Zellenlehre 23. Die Erfindung des Mikroskops. Die Entdeckung der Zelle und des Zellkerns 24. Die Schwann-Schleidensche Zellentheorie und ihre weitere Entwicklung. Der Begriff des Protoplasmas 25.

3. Die Färbungs- und Schnittmethoden der mikroskopischen Technik 27. Universalmethoden und Spezialmethoden für bestimmte mikroskopische Zwecke 28.

4. Das mikroskopische Studium der Anatomie und Entwicklungsgeschichte einer kleinen Fliege *(Termitoxenia)* 30. Die mikroskopische Anatomie des echten Gastverhältnisses bei den Ameisengästen und Termitengästen 35.

5. Neuere Vervollkommnung der mikroskopischen Forschung. Internationale Beteiligung an dem Ausbau der modernen Zellenlehre 36.

1. Die Entwicklung der Anatomie bis zum 19. Jahrhundert.

Wie die Grundpfeiler der modernen Systematik auf die bereits von Aristoteles entworfene Einteilung der Tiere sich zurückverfolgen lassen, so war jener große griechische Weltweise auch der erste Morphologe im modernen Sinne, indem er sich mit dem vergleichenden Studium der tierischen Körperformen befaßte. Was Aristoteles in seinem Werke De partibus animalium grundgelegt hatte, wurde von Galenus (131—201 n. Chr.) weitergebaut; denn dessen berühmtes Werk über die Anatomie des Menschen stützt sich hauptsächlich auf Sektionsbefunde an höheren Tieren und ist daher eher eine tierische als eine menschliche Anatomie zu nennen. Als eigentlicher Schöpfer der Anatomie des Menschen gilt Vesalius (1514—1564), welcher menschliche Leichen zergliederte und dadurch viele auf den Tierstudien des Galenus beruhende Irrtümer berichtigte. Die erste allgemeine Anatomie hat den Kalabresen Marco Aurelio Severino (1580—1656) zum Verfasser und erschien 1645 in Nürnberg unter dem Titel: Zootomia Democritaea, id est anatome generalis totius animalium opificii libris quinque distincta. Die „niedern Tiere“ sind bei Severino allerdings noch recht

stiefmütterlich behandelt; aber auch für sie sollten bald bessere Zeiten kommen noch vor dem Schlusse des 17. Jahrhunderts. Des Bologneser Arztes Marcello Malpighi (1628—1694) Dissertatio epistolica de bombyce (1669) über die Anatomie des Seidenspinners ward bahnbrechend für das anatomische Studium der Insekten, indem sie durch die Entdeckung der Malpighischen Gefäße, des Herzens, des Nervensystems, der Tracheen usw. den Organismus der Kerfe zum erstenmal als ein organisches Meisterwerk enthüllte, dessen kunstvoller Bau demjenigen der höheren Tiere an Vollkommenheit kaum nachsteht und gerade wegen seiner Kleinheit um so bewunderungswürdiger ist. Der Amsterdamer Johann Swammerdam (1637 bis 1685) gab in seiner Bijbel der natuure (Biblia naturae), die 1737 bis 1738 erschien, Aufschlüsse von staunenswerter Genauigkeit über den inneren Bau der Bienen, der Eintagsfliegen, der Schnecken usw. Und wer die meisterhafte anatomische Studie über die Raupe des Weidenbohrers kennt, welche Pieter Lyonet aus Maastricht im Jahre 1760 veröffentlichte, kann ihr seine Anerkennung auch heute nicht versagen, wo wir demselben Gegenstande mit viel vollkommeneren Instrumenten und technischen Methoden gegenüberstehen.

Trotz dieser vortrefflichen, eine neue Epoche der Anatomie anbahnenden Leistungen war jedoch die Morphologie immer noch keine systematisch durchgebildete Wissenschaft, sondern nur eine Fülle interessanter Einzelbeschreibungen. Zum Range einer eigenen Wissenschaft wurde sie erst an der Schwelle des 19. Jahrhunderts durch den Franzosen Bichat erhoben, der zum erstenmal den Begriff der Organsysteme und Gewebssysteme einführte. Bichats Traité des membres en général (1800) und desselben Autors Anatomie générale (1801) schufen die vergleichende Anatomie, indem er die tierischen Formbestandteile in Organe, Gewebe und in Systeme von Organen und Geweben schied und dadurch einen festen Anhaltspunkt für die Vergleichung der Formbestandteile bei den verschiedenen Tieren bot. Allerdings war diese Idee Bichats keine völlig neue. Schon Aristoteles, Galenus und Albertus Magnus unterschieden bei den tierischen Formbestandteilen „ungleichartige" und „gleichartige" Teile. Die ungleichartigen sind die einzelnen Organe, die gleichartigen die Gewebe, die in verschiedenen Organen sich wiederfinden können und dieselben zusammensetzen. Der berühmte italienische Anatom Gabriel Anton Fallopius (1523—1562) verfaßte bereits im 16. Jahrhundert eine eigene Abhandlung: Tractatus quinque de partibus similaribus, in der er eine bedeutende Anzahl von Geweben unterschied und beschrieb. 1767 widmete der Franzose Borden sogar einer einzigen Gewebsart, dem schleimigen Bindegewebe, eine eigene Schrift unter dem Titel: Recherches sur le tissu muqueux ou organe cellulaire. Aber erst durch Bichat wurden durch die „Gewebssysteme" die gleich-

artigen Gewebe zu einem wissenschaftlichen Ganzen zusammengefaßt und von den Organen und Organsystemen geschieden. Ein Organsystem ist ein Komplex von Organen, die zu derselben Lebensfunktion zusammenwirken, also ein physiologisches Ganzes bilden. Ein Gewebssystem ist ein Komplex von Geweben, welche aus denselben morphologischen Elementen bestehen, also nur ein logisches Ganzes für die vergleichende Morphologie bilden. Zwei Beispiele werden diesen Unterschied klar machen. Das „Verdauungssystem" des Menschen ist ein Organsystem, weil es verschiedene Organe umfaßt, die zu demselben physiologischen Zwecke sich verbinden und aus verschiedenen Gewebsarten gebildet sind: außer den Epithelgeweben wirken noch Bindegewebe und Muskelgewebe an ihrer Zusammensetzung mit. Dagegen ist das „Drüsensystem" des Menschen ein Gewebssystem, weil es wesentlich gleichartige Gewebe umfaßt, die sämtlich modifizierte Epithelien sind, aber den verschiedensten physiologischen Zwecken dienen können: als Darmdrüsen, Nierendrüsen, Speicheldrüsen, Schweißdrüsen usw. In andern Fällen ist der Unterschied zwischen Organsystem und Gewebssystem nicht so scharf ausgeprägt wie in den ebengenannten Beispielen. Wenn wir z. B. vom „Nervensystem" des Menschen reden, so bezeichnen wir hiermit zugleich ein Organsystem und ein Gewebssystem; trotzdem bleiben beide Systeme auch hier begrifflich voneinander völlig verschieden[1].

Der größte Nachfolger Bichats als vergleichender Morphologe war George Cuvier († 1832), zu Mömpelgard 1769 geboren und an der Karlsakademie zu Stuttgart erzogen. Als Professor der vergleichenden Anatomie an dem Jardin des plantes zu Paris veröffentlichte er zahlreiche bedeutungsvolle Arbeiten. 1812 stellte er zum erstenmal auf Grund einer anatomischen Vergleichung sämtlicher Tiergruppen eine neue Klassifikation des Tierreichs auf, die berühmte Cuviersche Typentheorie. Sie teilt die Tierformen nach vier verschiedenen „Bauplänen" in ebensoviele Hauptzweige (embranchements) ein, für welche später Blainville den Namen „Typen" einführte; diese Typen sind die Wirbeltiere, die Gliedertiere, die Weichtiere und die Strahltiere. Die Bestätigung und Vertiefung der Cuvierschen Typentheorie war dem Esthländer Karl Ernst v. Baer (1792—1876) vorbehalten, dem Schöpfer der vergleichenden Embryologie, dessen „Keimblättertheorie" die Keimesentwicklung der Tiere in ein wissenschaftliches System brachte.

Cuviers Bedeutung für die Entwicklung der modernen Zoologie ist jedoch mit seiner Typentheorie keineswegs erschöpft. Er betrieb auch eifrig

[1] In den zoologischen Lehrbüchern werden mehr die Organsysteme behandelt, in den histologischen die Gewebssysteme; daher nehmen die ersteren auf den letzteren Begriff und die letzteren auf den ersteren oft zu wenig Rücksicht, was doch der Klarheit halber geschehen müßte.

das Studium der fossilen Tierformen und gab für den Vergleich derselben mit den noch lebenden Gliedern des zoologischen Systems bestimmte morphologische Grundsätze an; hierdurch ist er der Hauptbegründer der modernen Paläontologie geworden. Besondere Verdienste hat er ferner für die Begründung der vergleichenden Biologie sich erworben, indem er das Korrelationsgesetz aufstellte, d. h. den gesetzmäßigen Zusammenhang der Organe eines Tieres untereinander und mit der Lebensweise und den Existenzbedingungen desselben zum erstenmal wissenschaftlich formulierte.

2. Die ältere Geschichte der Zellenlehre.

Wir haben im vorhergehenden hauptsächlich die Entwicklung der makroskopischen Anatomie berücksichtigt, welche sich bei ihren morphologischen Studien keines Vergrößerungsglases bedient. Das Hauptinstrument jedoch, dem die moderne Morphologie ihre großartigen Fortschritte zu verdanken hat, ist das Mikroskop. Es war zwar schon seit mehreren Jahrhunderten erfunden; aber erst mit dem 19. beginnt das eigentliche Zeitalter der mikroskopischen Forschung. Verschiedene Nationen streiten sich um die Ehre der Erfindung dieses wissenschaftlich hochbedeutsamen Instrumentes, welche bereits in das Ende des 16. Jahrhunderts hinaufreicht. Während die Italiener Galilei den Ruhm zuschreiben wollen, das Mikroskop erfunden zu haben, gibt man ihn jetzt meist dem Holländer Zacharias Jansen. Der Name „Mikroskop" wurde dem neuen Instrumente von Giovanni Faber in Rom 1625 zum erstenmal beigelegt. Der Astronom Francesco Fontana in Neapel vervollkommnete es wesentlich um 1646. Schon Malpighi und Swammerdam bedienten sich des Mikroskops für ihre Forschungen, und der Holländer Anton Leeuwenhoek in Delft (1632 bis 1723), der „Vater der Mikroskopie", wie Schlater ihn nennt, untersuchte mit seinem Mikroskope die Eier der Biene und ihren Stachel und studierte mit seiner Hilfe noch viele andere Punkte der Insektenanatomie. Mit demselben Zauberglase entdeckte er die Infusionstierchen und lenkte damit den Blick der Forscher auf eine ganz neue Welt von kleinsten Lebewesen, deren Kenntnis Christian Gottfried Ehrenberg in der Mitte des 19. Jahrhunderts so mächtig gefördert hat. Diesem Instrumente verdankte Leeuwenhoek auch seine Entdeckung der roten Blutkörperchen und sah mit ihm zum erstenmal die Querstreifung der Muskulatur, während Hamm die Spermatozoen unter dem Mikroskope entdeckte und dadurch den geheimnisvollen Schlüssel zu dem Rätsel der Vererbungsvorgänge fand, an dessen Lösung die bedeutendsten Biologen der Neuzeit heute noch mit fieberhaftem Eifer arbeiten.

So schritt die mikroskopische Anatomie stetig voran und näherte sich immer mehr den staunenswerten Triumphen, die sie in der modernen Histologie (Gewebelehre) und Cytologie (Zellenlehre) feiern sollte. Aber noch

war der Gebrauch des Mikroskops nicht allgemein durchgedrungen. Der Franzose Bichat, den wir oben als den Begründer der vergleichenden Anatomie kennen gelernt haben, bediente sich dieses Instrumentes merkwürdigerweise noch gar nicht, obwohl die Zeituhr bereits 1800 geschlagen hatte. Daher vermochte er auch die kleinsten Elementarbestandteile der tierischen Gewebe, die Zellen, nicht wahrzunehmen, obwohl andere Forscher vor ihm, die das Mikroskop für ihre Studien verwendeten, dieselben schon längst gesehen hatten.

Wer war der erste Entdecker der Zelle und der Zusammensetzung der organischen Gewebe aus Zellen? In den Pflanzen sind die Zellen viel leichter zu finden, weil sie dort im allgemeinen ein selbständigeres Dasein führen als in den tierischen Geweben. Daher ist es auch nicht befremdlich, daß die erste Entdeckung der Zelle auf botanischem Gebiete erfolgte. Der Engländer Robert Hooke gab den Zellen ihren Namen auf Grund der Ähnlichkeit, die sie mit den Zellen einer Bienenwabe besitzen; in seiner 1667 erschienenen Micrographia bildete er die Pflanzenzelle, oder vielmehr ihre Wand, das Zellgehäuse, zum erstenmal ab. Die Figur zeigt ein Stückchen Flaschenkork, auf dem man Längsreihen von ziemlich scharf umgrenzten schwarzen Flecken, den Zellen, sieht. Da jedoch Hooke mit seiner Erwähnung der Zelle nur die Leistungsfähigkeit seines Mikroskopes zeigen, nicht aber einen Beitrag zur wissenschaftlichen Pflanzenkunde liefern wollte, nennt man gewöhnlich zwei andere Gelehrte, den uns bereits bekannten Italiener Malpighi und den Engländer Nehemiah Grew, als die eigentlichen Entdecker der Zelle; ihre diesbezüglichen Werke erschienen fast gleichzeitig, nur wenige Jahre nach Hookes Micrographia. Neunzig Jahre vergingen, bis Kaspar Friedrich Wolff 1759 mit seinem epochemachenden Werk Theoria generationis auf dem Schauplatze erschien. Zugleich mit neuen Ideen über die Entwicklungsgeschichte bot dieses Buch auch für die Morphologie der Organismen eine wichtige Bereicherung. Aus Wolffs Beschreibungen und Abbildungen geht klar hervor, daß er sowohl in den pflanzlichen wie in den tierischen Geweben die Zellen deutlich gesehen hat; in ersteren nannte er sie „Bläschen" oder „Zellen", in letzteren dagegen „Kügelchen". Die Ehre, den Zellkern der lebenden Zelle zum erstenmal gefunden und erwähnt zu haben, wurde bisher meist dem Welschtiroler Abbé Felice Fontana (1781) zugeschrieben. H. Bolsius S. J.[1] hat jedoch neuerdings festgestellt, daß jene Entdeckung bereits ein Jahrhundert früher (1686) erfolgte, und zwar durch den uns bereits bekannten Leeuwenhoek.

[1] Antoni v. Leeuwenhoek et Félix Fontana. Essai historique sur le révélateur du noyau cellulaire, Roma 1903. (Memorie della Pontificia Accademia Romana dei Nuovi Lincei XXI.)

Als endlich Joseph v. Fraunhofer 1807 die ersten achromatischen Linsen konstruiert und dadurch die optische Leistungsfähigkeit des Mikroskops auf eine höhere Stufe der Vollkommenheit gebracht hatte, konnte die neuere Zellenlehre auf dem Schauplatze erscheinen. Merkwürdigerweise taucht gerade um diese Zeit (1809) durch den Franzosen Mirbel der Name „Zelle" für die kleinsten Elemente der Organismen wieder auf; lange Zeit war er nämlich durch den von Malpighi eingeführten Ausdruck „Bläschen" (utriculus) verdrängt worden; und so kehrte man an der Schwelle der modernen Cytologie zu jener Bezeichnungsweise zurück, mit der unsere Kenntnis dieser organischen Elementargebilde fast 150 Jahre früher durch Hooke ihren Anfang genommen hatte. Tatsächlich ist ihnen denn auch bis heute der Name Zellen geblieben, obwohl nicht wenige Versuche gemacht worden sind, ihn durch modernere Titel wie Protoblasten (Kölliker), Plastiden (Haeckel) usw. zu ersetzen. Der Name Histologie für die Lehre von den aus Zellen bestehenden organischen Geweben wurde 1819 von Karl Mayer in Bonn zum erstenmal eingeführt, und so war denn die moderne Histologie und Zellenlehre endlich auf die Welt gekommen. Ihre eigentliche Heimat ist Deutschland, und sie ist, wie selbst die Franzosen zugestehen [1], auch in Deutschland aufgewachsen und groß geworden.

Jeder, der ein neueres Lehrbuch der Zoologie oder der Botanik zur Hand genommen, kennt daraus die Namen Schleiden und Schwann. Der Hamburger Matthias Jakob Schleiden (geboren 1804) ward 1838 zum Begründer der modernen Zellenlehre auf botanischem Gebiete [2]. Der Neußer Zoologe Theodor Schwann (geboren 1810) übertrug dieselbe 1839 auf die tierischen Gewebe und vervollkommnete sie so wesentlich, daß man seitdem von einer Schwann-Schleidenschen Zellentheorie spricht. Wie die menschliche Erkenntnis bei allen Gegenständen ihrer Sinneswahrnehmung von außen nach innen, von der Schale zum Kern fortschreitet, so ging es auch mit unserer Kenntnis der Zelle. Die eingetrockneten Wände toter Pflanzenzellen waren vor 250 Jahren das erste, was schon Hooke als „Zelle" gesehen hatte. Und da auch Malpighi sich vorzüglich mit der Pflanzenzelle beschäftigte, die meist viel größer ist und dickere und auffälligere Wände aufweist als die tierische Zelle, so kam man anfangs dazu, die Zellmembran für das Wesen der Zelle selber zu halten. Nach der Malpighischen und Wolffschen Vorstellung ist daher die Zelle im wesentlichen

---

[1] Vgl. z. B. M. Duval, Précis d'Histologie [2], Paris 1900, 12.

[2] Vgl. Jos. Rompel S. J., Der Botaniker Matthias Jakob Schleiden (1804 bis 1881), in Natur u. Offenbarung L (1904), 4. u. 5. Hft. — Als Vorarbeiter der Schleidenschen Zellentheorie wären auch die Botaniker Treviranus und Meyen durch ihre Publikationen von 1808 (Treviranus) und 1830 (Meyen) zu erwähnen.

ein leerer Schlauch. Dabei hatte man allerdings das Schneckenhaus mit der Schnecke verwechselt. Schleiden und Schwann blickten mit ihren vollkommeneren Hilfsmitteln schon tiefer: sie fanden, daß jener Schlauch von einem Zellsafte erfüllt sei, und auch der bereits längst entdeckte Zellkern zog ihre Aufmerksamkeit auf sich. Nach der Schwann-Schleidenschen Auffassung bildet die Zelle ein mit Zellsaft gefülltes Bläschen, in dem ein Zellkern suspendiert ist. Indem man sich später auch dem Studium jüngerer Zellen zuwandte, zeigte sich, daß bei ihnen noch keine eigene Zellwand vorhanden sei: die Membran enthüllte sich als ein zufälliger Bestandteil der Zelle, und so schritt denn die wissenschaftliche Vorstellung vom Wesen der Zelle zu dem durch Franz Leydig (1857)[1] und Max Schultze (1861)[2] begründeten dritten Stadium voran, das im wesentlichen auch heute noch maßgebend ist: die Zelle ist ein lebendes Protoplasmaklümpchen mit einem oder mehreren Kernen. Der Name „Protoplasma" (Urbildungsstoff) für den zähflüssigen Inhalt der Zelle war schon 1848 durch Hugo Mohl eingeführt worden und ist seither ein unentbehrlicher Grundbegriff für die biologische Forschung geblieben. Denselben Zellstoff hatte Dujardin bereits 1835 als „Sarkode" bezeichnet; aber das „Protoplasma" hat ihn verdrängt.

Hier liegt die Frage nahe: Was ist denn eigentlich das Protoplasma nach seiner chemischen Natur? J. Reinke bezeichnete es (1881)[3] als „ein Gemenge zahlreicher organischer Verbindungen" im Gegensatze zu v. Hanstein (1879), der das Protoplasma als ein Albuminat (Eiweißkörper) oder als eine Mischung von Albuminaten auffaßte und mit dem hypothetischen Namen „Protoplastin" belegte. Noch resignierter drückt sich R. Hertwig in der sechsten Auflage seines Lehrbuches der Zoologie, Jena 1903, S. 51 über die Natur des Protoplasmas aus: „Von einer chemischen Charakteristik des Protoplasmas müssen wir Abstand nehmen. Wir wissen nicht einmal, ob das Protoplasma ein bestimmter chemischer Körper ist, der vermöge seiner

[1] Da man gewöhnlich erst 1859 oder 1861 als Geburtsjahr des dritten Stadiums der Zellenlehre nennt, sei hier folgende Stelle aus Leydigs „Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere" (Frankfurt a. M. 1857) angeführt (S. 9): „Zum morphologischen Begriff einer Zelle gehört eine mehr oder minder weiche Substanz, ursprünglich der Kugelgestalt sich nähernd, die einen zentralen Körper einschließt, welcher Kern (nucleus) heißt." Das ist das Wesen der Zelle nach Leydigs Ansicht 1857; die Membran hielt er schon damals für einen unwesentlichen Bestandteil, indem er fortfährt: „Die Zellsubstanz erhärtet häufig zu einer mehr oder minder selbständigen Grenzschichte oder Membran, und alsdann gliedert sich die Zelle nach den Bezeichnungen der Schule in Membran, Inhalt und Kern."

[2] Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe (Archiv f. Anatomie und Physiologie 1861).

[3] Im ersten Hefte seiner „Studien über das Protoplasma".

Konstitution unendliche Variationen zuläßt, oder ob es ein wechselndes Gemisch verschiedener chemischer Körper darstellt. Ebenso wissen wir noch keineswegs sicher, ob diese Körper, wie man geneigt ist anzunehmen, den an und für sich rätselhaften Proteinsubstanzen angehören. Wir können nur sagen: die Beschaffenheit des Protoplasmas muß bei einer gewissen Gleichartigkeit zugleich auch eine ganz außerordentliche Verschiedenartigkeit gestatten." Man muß daher J. Reinke beipflichten, wenn er bemerkt[1]: „Der Begriff des Protoplasmas ist seit seinem Ursprunge ein morphologischer", d. h. man weiß von ihm eigentlich nur so viel, daß es die gemeinschaftliche Grundsubstanz einer jeden lebendigen Zelle bildet. Eine ausführliche Darstellung unserer bisherigen Kenntnis über die chemische Konstitution des Zelleibs und Zellkerns und ihrer gegenseitigen chemischen Beziehungen gibt E. B. Wilson in seinem Buch The cell in development and inheritance[2], 1900, Kap. 7.

Die Entwicklung der mikroskopischen Gewebe- und Zellenlehre eilte seit den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts in Deutschland mit Riesenschritten voran. Die Namen der Forscher, die sich auf diesem Gebiete damals Lorbeeren errungen, würden ein ganzes Register füllen; wir nennen hier nur wenige der hervorragendsten, wie Henle, Gerlach, Reichert, Remak, Leydig und Kölliker; eine Reihe neuerer Zoologen wird später noch zu erwähnen sein. Auf botanischem Gebiete entspann sich ein ebenso reger Wetteifer im mikroskopischen Studium der Zelle; wir erinnern nur an Hofmeister, A. Zimmermann, de Bary und Sachs sowie an Pfeffer, Wiesner und Strasburger in neuerer Zeit.

3. Die Färbungs- und Schnittmethoden der mikroskopischen Technik.

Einen ganz wesentlichen Aufschwung erhielt die mikroskopische Forschung durch ein von der Chemie ihr gemachtes wertvolles Geschenk: durch die modernen Färbungsmethoden.

Indem bestimmte Farbstoffe zur Färbung der tierischen und pflanzlichen Gewebe verwendet wurden, trat die Struktur der Gewebe deutlich hervor; ja auch die Struktur der Zelle begann dem Auge des Forschers sich zu entschleiern, indem der Zellkern mit wahrem Heißhunger gewisse Farbstoffe in sich aufnahm, gegen die das Protoplasma der Zelle sich gleichgültig verhielt. In dem Zellkerne selber zeigten sich abermals stärker gefärbte Körnchen oder Stränge oder Kugeln und deuteten an, daß auch der Kern der Zelle kein einfaches, sondern ein zusammengesetztes Gebilde sei. Ebenso erschienen im Protoplasma des Zelleibes dunkler gefärbte Körnchen oder faden- oder netzförmige Bahnen auf hellerem Grunde, die zur Ent-

[1] Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1900, 221.

deckung des Zellgerüstes führten. Und als man gar erst die in Teilung begriffenen Zellen und Zellkerne mit den modernen Färbungsmethoden behandelte, da enthüllten sich Bilder von wunderbarer Schönheit, die zur Kenntnis der Gesetze der Kernteilung und der Befruchtung die Grundlage boten.

Es ist Gerlachs Verdienst, 1858 zum erstenmal einen Farbstoff, das Karmin, für mikroskopische Zwecke angewandt zu haben. Seitdem vermehrte sich die Zahl und Mannigfaltigkeit der Färbungsmethoden fast bis ins Unendliche. Dem karminsauren Ammoniak Gerlachs folgten Alaunkarmin und Boraxkarmin, Lithionkarmin, Salzsäurekarmin und Alaun-Cochenille. Ein mächtiger Nebenbuhler erstand den Karminfärbungen in dem aus Blauholz (Haematoxylon campechianum) gewonnenen Hämatoxylin, einem ganz vorzüglichen Farbstoff, der in verschiedenen Lösungen und Verbindungen angewandt wird und auch heute noch vortreffliche Dienste leistet in der mikroskopischen Technik. Insbesondere aber haben die Doppelfärbungen, bei denen Hämatoxylin mit Eosin oder mit Kongorot oder mit Safranin kombiniert wird, sich ausgezeichnet bewährt und liefern ebenso schöne wie lehrreiche Bilder. Der Blauholzextrakt ist daher noch nicht aus der Mode gekommen trotz seiner mannigfachen neuen Konkurrenten, die aus Steinkohlenteer bereitet werden und Anilinfarbstoffe heißen. Während die ebenerwähnten Färbungsmethoden, namentlich aber die Hämatoxylinfärbung und ihre Kombinationen, gleichsam Universalmethoden sind, die für fast alle histologischen Zwecke dienen können, gibt es auch noch Spezialmethoden zur Färbung ganz bestimmter Gewebe, insbesondere aber des Nervengewebes. Golgi, Ramón y Cajal und Ranvier gingen dem vorher fixierten und gehärteten Zentralnervensystem mit Lösungen von salpetersaurem Silber, mit Gold-Ameisensäure und mit Gold-Essigsäure zu Leibe und förderten durch diese goldenen und silbernen Schlüssel die mikroskopische Kenntnis der Ganglienzellen und ihrer Ausläufer so mächtig, daß sie zu den Mitschöpfern der 1891 von Waldeyer wissenschaftlich formulierten Neuronenlehre wurden[1]. Ebenso verdient um dieselbe anatomisch-physiologische Nerventheorie sind Ehrlich, Retzius und andere Forscher, denen es gelang, das Nervensystem des noch lebenden Tieres mit Methylenblau zu färben und dadurch den Verlauf der feinsten Nervenfasern und Nervenendigungen zu verfolgen. Neuerdings ist endlich das Methylgrün namentlich durch Carnoy und seine Löwener

[1] Durch andere neuere Färbungsmethoden sind eben dieser Neuronenlehre wieder mächtige Gegner erwachsen, namentlich in Apáthy und Bethe, welche an ihre Stelle die Fibrillentheorie setzen wollen. Auf der 72. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Aachen 1900 entspann sich eine lebhafte Kontroverse über beide Theorien. M. Verworn vertrat daselbst die Neuronenlehre in seinem Vortrage: „Das Neuron in Anatomie und Physiologie". (Separat Leipzig 1901.)

cytologische Schule zu einem für die Entwicklung der Biologie bedeutungsvollen Farbstoff geworden, indem es den Kern der noch lebensfrischen Zelle lebhaft färbt und damit seine feinsten Strukturverhältnisse sichtbar macht. Als spezielle Farbstoffe zur Färbung der Teilungsstadien des Zellkernes in der indirekten Kernteilung (Mitose) sind insbesondere das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin und das metallische Kernschwarz von Plattner zu erwähnen.

Aber alle diese Färbungsmethoden würden fast unwirksam bleiben, wenn es für den Forscher nicht auch ein Mittel gäbe, die organischen Gewebe, ja selbst ganze Tiere und Pflanzen, in so dünne Schichten zu zerlegen, daß das Licht durch sie hindurchdringen und ihren wunderbaren Bau unter dem Mikroskope sichtbar machen kann: zu der modernen Färbungstechnik mußte daher die moderne Schnittechnik sich gesellen, um die großartigen Fortschritte der mikroskopischen Anatomie zu ermöglichen. Während erstere ein Geschenk der neueren Chemie ist, bildet letztere ein Geschenk der neueren Mechanik, welche die modernen Mikrotome schuf und sie der Biologie zur Verfügung stellte.

Das Mikrotom ist ein mechanischer Apparat, der ein äußerst scharfes Messer in bestimmter Richtung über das in Paraffin oder Celloidin oder eine ähnliche Einschlußmasse eingebettete Objekt hinführt und zugleich durch eine mit einer Skala versehene drehbare Scheibe die Dicke der einzelnen Schnitte automatisch regelt. Indem bei jeder Drehung der Scheibe um einen bestimmten Winkel das Messer sich z. B. um $^1/_{100}$ mm senkt oder (bei andern Mikrotomen) das Objekt um $^1/_{100}$ mm sich hebt, wird es der geschickten Hand des Forschers ermöglicht, eine ununterbrochene Serie von Schnitten herzustellen, deren jeder $^1/_{100}$ mm dick ist; ebenso kann er auch Schnitte von $^1/_{200}$ mm, $^1/_{300}$ mm, $^1/_{500}$ mm je nach Bedürfnis machen. Am gebräuchlichsten sind gegenwärtig die Schlittenmikrotome von R. Jung in Heidelberg. Bei einem andern, von Professor Hatschek geplanten und von Jensen in Prag ausgeführten Systeme dagegen bewegt sich das Messer nicht wie bei den Schlittenmikrotomen auf einer geneigten Ebene ab- und aufwärts, sondern auf einer Horizontalebene hin und her. Mit dem letzteren Mikrotome konnten wir sogar durch das harte Chitinskelett von Käfern und andern Insekten sehr feine und regelmäßige Schnitte verfertigen, bessere als mittels der üblichen Schlittenmikrotome. Außerdem gibt es auch noch Hebelmikrotome, englische Mikrotome mit Spitzenführung usw. Die Konstruktion dieser kunstreichen Instrumente hat sich in neuester Zeit zu einem eigenen Zweige der Mechanik ausgebildet, über dessen hohe Entwicklung die neuen illustrierten Preisverzeichnisse von R. Jung und von Walb in Heidelberg, von Reichert in Wien usw. interessante Aufschlüsse liefern.

4. Das mikroskopische Studium der Anatomie und Entwicklungsgeschichte einer kleinen Fliege (Termitoxenia). (Taf. IV.)

Wir wollen nun die großen Fortschritte, welche die biologische Forschung infolge der modernen Färbungs- und Schnittmethoden zu verzeichnen hat, durch ein aus unserer eigenen Erfahrung stammendes Beispiel erläutern; unsere Leser werden durch dasselbe aus der grauen Theorie in die rot und blaue Praxis hinübergeführt.

Wir sind gerade mit dem wissenschaftlichen Studium von winzig kleinen, nur 1—2 mm langen, zur Ordnung der Zweiflügler *(Diptera)* gehörigen Insekten beschäftigt, die einen verhältnismäßig riesigen weißen Hinterleib besitzen und in Termitennestern von Südafrika und Ostindien in den letzten Jahren durch G. D. Haviland, Dr Hans Brauns, P. J. B. Heim und J. Aßmuth S. J. entdeckt wurden [1]. Statt der gewöhnlichen zwei Flügel normaler Zweiflügler tragen diese kleinen Wesen, die ich unter dem Gattungsnamen *Termitoxenia* beschrieb [2], eigentümliche Thorakalanhänge (Taf. IV, Fig. 1 2 4 5), die mit den Flügeln zwar morphologisch gleichwertig (homolog), aber tatsächlich zu ganz andern Zwecken umgebildet sind als die Flügel. Sie dienen nicht zum Fliegen, wozu sie wegen ihrer schmalen, keulenförmigen oder hakenförmigen Gestalt und ihrer hornigen Struktur gänzlich ungeeignet wären, sondern zu einer Reihe von neuen Funktionen, die mit der termitophilen Lebensweise ihrer Besitzer in inniger Verbindung stehen: die Thorakalanhänge von *Termitoxenia* sind Transportorgane, an denen diese kleinen Gäste von ihren Wirten aufgehoben und umhergetragen werden; es sind Balancierstangen, mittels deren sie sich beim Gehen im Gleichgewicht erhalten, ohne durch den enormen Umfang ihres Leibes in bedrohliches Schwanken zu geraten; es sind Sinnesorgane, die ihren Trägern eine reiche Fülle von Tastempfindungen vermitteln; es sind Exsudatorgane, an denen sie ein flüchtiges Element ihrer Blutflüssigkeit als angenehmes Reizmittel für die Naschhaftigkeit ihrer Wirte ausscheiden; sie gleichen endlich supplementären

[1] Wir werden in späteren Kapiteln noch wiederholt auf diese merkwürdigen Zweiflügler aus der Familie der *Termitoxeniidae* zurückkommen. Zu dem 9. Kapitel „Konstanztheorie oder Deszendenztheorie?" werden auch Abbildungen derselben auf einer Tafel beigegeben werden (Taf. IV am Schlusse des Buches).

[2] *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. I. Teil (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie LXVII [1900], 4. Hft, 599—618 u. Taf. XXXIII); II. Teil (ebd. LXX [1901], 2. Hft, 289—298); Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* (Verhandl. des V. internationalen Zoologenkongresses zu Berlin, August 1901, 852—872 mit einer Tafel); Die Thorakalanhänge der *Termitoxeniidae*, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung (Verhandl. d. deutsch. Zoolog. Gesellsch 1903, 113—120 u. Taf. II u. III).

Atemröhren, die gewissermaßen an die Tracheenkiemen ihrer ältesten wasserbewohnenden Vorfahren erinnern. Diese kleinen termitophilen Dipteren sind ferner noch ein wahres Magazin von morphologischen, anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und biologischen Anomalien; sie sind wandelnde Ausnahmegesetze in der Insektenwelt. Sie sind nicht bloß Zweiflügler ohne Flügel, sondern auch Fliegen ohne Larven- und Puppenstadium, ja sogar Insekten ohne Männchen und Weibchen!

Um die weitschweifige vollkommene Metamorphose gewöhnlicher Dipteren abzukürzen, legt *Termitoxenia* verhältnismäßig riesige Eier, aus denen nicht wie sonst bei den Fliegen eine Larve, sondern bereits das vollkommene Insekt, die Imagoform, ausschlüpft, aber noch in „stenogastrem", d. h. dünnleibigem Zustande. Zum Ersatz für den Ausfall der Metamorphose macht nämlich *Termitoxenia* als Imago noch eine postembryonale Entwicklung durch, indem ihre Fortpflanzungsorgane, insbesondere ihre einröhrigen Eierstöcke, ihr aus guirlandenförmig aneinandergereihten Riesenzellen bestehender Fettkörper, ihr abdominales Muskelsystem und sogar die äußere Haut des Hinterkörpers erst ganz allmählich im Laufe eines langen Wachstumsprozesses ihre endgültige Gestalt annehmen. Jedes dieser Tierchen ist ferner ein vollkommener Hermaphrodit; getrennte männliche und weibliche Individuen gibt es bei *Termitoxenia* gar nicht. Die jüngsten Imagines haben noch ganz unentwickelte Ovarien, so unentwickelt, wie sie sonst bei Dipterenlarven sich finden. Dagegen sind die männlichen Keimdrüsen und die aus ihnen hervorgehenden Spermatozoenbündel bereits bei den jüngsten Individuen weit fortgeschritten und bilden sich später, wenn die Spermatozoen reif geworden sind, allmählich zurück, während die Eierstöcke wachsen. Wir haben es also hier mit einem sog. protandrischen Hermaphroditismus zu tun, mit einem Zwittertum, das zuerst die männlichen, dann die weiblichen Keimdrüsen regelmäßig in demselben Individuum sich entwickeln läßt — ein Unikum in der Insektenbiologie!

Hochinteressant ist es ferner, die Entfaltung der Eierstöcke bei *Termitoxenia* zu verfolgen (vgl. Taf. IV, Fig. 6). Jedes Ovarium besteht bloß aus einer einzigen Eiröhre — eine Erscheinung, welche die Entwicklungstheoretiker in der Insektenwelt lange vergebens gesucht hatten, bis Grassi sie bei den sehr niedrig stehenden Springschwänzen der Gattung *Campodea* fand. Diese einzige Eiröhre an jeder Körperseite von *Termitoxenia* stellt bei den jüngsten Individuen nur eine einzige, langgestreckte „Endkammer" dar, die noch mit scheinbar[1] indifferenten kleinen Zellkernen gefüllt ist. Dann beginnt

[1] Wir sagen „scheinbar", weil eine neuere Arbeit von Groß (Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums, in den Zoologischen Jahrbüchern, Abt. f. Anatomie XVIII [1903], Hft 1) nachgewiesen hat, daß die Epithelzellen und die künftigen Keimzellen bereits in der Endkammer voneinander verschieden sind.

sie sich einzuschnüren und nach und nach eine lange Reihe von „Eibildungsfächern" anzulegen, die gegen das untere Ende des Ovariums hin immer größer werden. Zugleich scheiden sich allmählich in jeder dieser Kammern oder „Fächer" die Elemente des Eierstocks in Nährzellen und in eigentliche Eizellen. Das Innere jedes Faches umschließt dann mehrere große Zellen, von denen eine in ihrer Entwicklung den übrigen vorauseilt und zum jungen Ei wird. Zugleich frißt sie ihre Schwesterzellen, die in demselben Fache sich befinden, allmählich auf: es tritt, wissenschaftlich ausgedrückt, „eine Fusion der Eizelle mit den Nährzellen ein", wobei die Substanz der letzteren immer mehr von der Substanz der ersteren absorbiert wird und in einen Hof von Dotterkügelchen sich verwandelt, der um das Keimbläschen des jungen Eies sich ansammelt. So wächst das Ei wohlgenährt immer weiter, bis es schließlich so groß wird, daß es etwa ein Viertel des gesamten Hinterleibsvolumens des erwachsenen Tieres einnimmt (Taf. IV, Fig. 6 ov). Nun ist Dottermaterial genug aufgespeichert für die ganze Embryonalentwicklung bis zum Imagostadium; nun muß das Ei „hinaus ins feindliche Leben": es wird befruchtet und durch den Eileiter in die Gesellschaft der Termiteneier abgelegt.

Etwas verschieden von dieser Schilderung, aber noch außergewöhnlicher, gestaltet sich die individuelle Entwicklungsgeschichte bei der Untergattung *Termitomyia*. Hier wird nämlich das Ei bereits im Leibe des alten Tieres zum Embryo, der daselbst bis zur stenogastren Imagoform heranwächst. Diese Untergattung legt somit keine Eier, sondern bringt lebendige Junge zur Welt. Jene viviparen Insekten sind das würdige Gegenstück zu den eierlegenden Säugetieren, den Ameisenigeln und Schnabeltieren.

Zwischen allen Punkten der so merkwürdigen und von den Verhältnissen bei andern Insekten weit abweichenden Anatomie und Entwicklung von *Termitoxenia* besteht eine gesetzmäßige Wechselbeziehung (Korrelation): der Umstand, daß nur eine einzige Eiröhre an jedem Ovarium vorhanden ist, ermöglicht die Bildung von wenigen, dafür aber um so größeren und dotterreicheren Eiern; die Größe und der Dotterreichtum der Eier ermöglichen wiederum den Ausfall des Larven- und Puppenstadiums und verkürzen und vereinfachen dadurch den ganzen Entwicklungsgang in einer sehr bequemen Weise, indem aus dem Ei bzw. aus dem Embryo bereits die Imago hervorkommen kann. Ebenso ist bei *Termitoxenia* auch die umständliche Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Individuen in einer für die Klasse der Insekten geradezu idealen Form vereinfacht, indem jedes Individuum beide Funktionen erfüllt. Und alle die sonderbaren morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und biologischen Eigentümlichkeiten von *Termitoxenia*, ihre Physogastrie wie ihre Ametabolie, ihr imaginales Wachstum wie ihr Hermaphroditismus, die Form ihrer Thorakalanhänge

wie die Bildung ihrer Mundteile, die einen langen Stechrüssel zum Aussaugen der jungen, saftigen Termitenbrut darstellen, — sie stehen insgesamt in einem innigen Abhängigkeitsverhältnis zur Termitophilie dieser kleinen Dipteren.

Aber woher wissen wir denn dies alles? Hat man denn die Lebensweise dieser Tierchen in Afrika und Indien schon näher beobachtet und ihren Entwicklungsgang in künstlichen Termitennestern jahrelang verfolgt? Nein, nichts von alledem. Die Entdecker der sechs bisher bekannten *Termitoxenia*-Arten stellten bloß fest, daß dieselben stets im Innern der Nester bestimmter Termitenarten leben und bei den Eiern und jungen Larven der Termiten sich aufhalten. Sie setzten die Gäste alsbald mit ihren Wirten in Alkohol oder Formol und sandten sie mir als Leichen zu. Aber wie ist es dann möglich, über die Entwicklung und die Lebensweise dieser Tiere so bestimmte und fast tollkühn erscheinende Angaben zu machen? Diese verzweifelten Geschöpfe sind ja so klein, daß man mit einer starken Lupe kaum die Einzelheiten ihrer äußeren Gestalt erkennen kann; selbst als Übersichtspräparate unter dem Mikroskop betrachtet, sind sie noch so unzugänglich, daß man nicht einmal die Dipterenschwinger deutlich wahrnehmen kann, die hinter den Thorakalanhängen stehen und den Beweis dafür liefern, daß letztere den Flügeln der Dipteren morphologisch entsprechen, nicht aber eine Verwachsung der Flügel mit den Schwingern darstellen. Woher schöpfen wir also die wissenschaftlichen Beweise für unsere obige Schilderung der Anatomie und Entwicklung und Biologie von *Termitoxenia?*

Aus den Ergebnissen der mikroskopischen Färbungs- und Schnittmethoden: die Schnittserien von *Termitoxenia* liefern uns das Material zum Studium ihrer Anatomie wie ihrer Entwicklungsgeschichte und ihrer Biologie.

Es wurden bisher 60 Individuen von fünf Arten der *Termitoxeniidae* in verschiedenen Altersstufen und endlich auch noch eine Anzahl Eier mehrerer Arten in vollständige Schnittserien durch das Mikrotom zerlegt; zur Färbung wurde meist die Doppelfärbung mit Hämatoxylin (nach Delafield) und Eosin gewählt[1]. Die Gesamtzahl der auf diese Weise angefertigten Schnitte erreicht 10 000. Jedes zur mikroskopischen Untersuchung verwendete Individuum bildet eine Serie von 80 bis 200 Einzelschnitten, je nachdem das betreffende Tier in Längs- oder in Querschnitte von $^1/_{100}$ mm Dicke zerlegt worden ist. Jede dieser Schnittserien stellt somit ein Buch von 80 bis 200 Seiten dar, auf denen in ununterbrochenem Zusammenhang die ganze äußere und innere Morphologie des betreffenden Individuums geschrieben steht und unter dem Mikroskope lesbar wird. Vergleicht man nun die Schnittserien der jüngeren und älteren Individuen der *Termitoxenia*-Arten und ihrer Eier unter-

[1] oder Doppelfärbung mit Hämalaun (nach Mayer) und Orange-Eosin usw.

einander, so wird aus den einzelnen morphologischen Bänden eine kleine Bibliothek, welche die Entwicklungsgeschichte von *Termitoxenia* enthält. Da aber fast jeder Punkt der Anatomie und Entwicklung dieser kleinen Wesen auch von hoher Bedeutung für die Lebensweise derselben ist, deshalb bildet jene Bibliothek zugleich noch ein zuverlässiges Auskunftsbureau für die gesamte Biologie von *Termitoxenia*.

Selbstverständlich ist ein großer Aufwand von Mühe und Zeit erforderlich, nicht bloß zur Herstellung solcher Schnittserien, sondern noch viel mehr zum erfolgreichen Studium derselben. Die morphologischen und biologischen Gesetzmäßigkeiten, die sich hier dem Forschergeiste enthüllen, sind in einer geheimnisvollen Chiffreschrift verfaßt, zu der man den Schlüssel nur durch ein sorgfältiges Studium der anatomischen Literatur findet. Daher wird es niemand befremden, daß wir auf unsere *Termitoxenia*-Studie eine jahrelange, mühevolle Arbeit verwenden mußten, zumal das Beweismaterial der mikroskopischen Bilder nicht bloß in Worten ausgedrückt, sondern auch in zahlreichen Zeichnungen oder Photographien auf einer Reihe fein ausgeführter Tafeln dargestellt werden soll [1].

Dem wissenschaftlichen Werte solcher Schnittserien für die biologische Forschung steht die wunderbare Schönheit der einzelnen Schnittbilder würdig zur Seite. Namentlich manche Schnittserien von *Termitoxenia Heimi* und *Assmuthi*, zu denen uns das Material von P. J. B. Heim S. J., Missionär in Ostindien, und P. J. Aßmuth, Professor am Franz-Xaver-Kolleg in Bombay, sehr gut konserviert geliefert ward, indem die Tierchen in einer Mischung von Alkohol mit Formalin getötet und fixiert wurden, sind durch die Färbung mit Hämatoxylin und Eosin oder ähnliche Doppelfärbungen so schön geworden, daß sie die Bewunderung eines jeden Beobachters erregen müssen, selbst eines Laien, für den die Insekten sonst gleichbedeutend sind mit „Ungeziefer". Während die protoplasmatischen Teile der Gewebe durch das Eosin (oder das Orange) vorwiegend hellrot in verschiedenen Farbentönen sich zeigen, sind die Zellkerne, welche hauptsächlich zur Unterscheidung der verschiedenen Gewebearten dienen, durch das Hämatoxylin (oder das Hämalaun) heller oder dunkler blau gefärbt; das Gesamtbild aber ist von einer solchen Feinheit der Zeichnung und einer solchen Schönheit der Farben, daß kein Maler es mit all seiner Kunst vollkommen wiederzugeben vermöchte. Die mannigfaltigsten und buntesten Bilder aber zeigen sich an den verschiedenen Stadien der Eientwicklung, in denen auch

[1] Die weitere Veröffentlichung der Arbeit wird in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie" erfolgen. Eine gedrängte Übersicht über die bisherigen Ergebnisse der *Termitoxenia*-Studie wurde in einem Vortrage auf dem V. internationalen Zoologenkongreß in Berlin, August 1901, gegeben.

die geheimnisvollen biologischen Prozesse der Zellteilung und Zellvermehrung und des Zellwachstums — die elementaren Funktionen des Lebens — am regsten sich betätigen. Vielleicht gelingt es noch der modernen Mikrophotographie, die mikroskopischen Schnittbilder mit aller ihrer Farbenpracht auf der photographischen Platte unmittelbar festzuhalten. Dieser Fortschritt wäre auch von hoher wissenschaftlicher Bedeutung, weil gerade bestimmte Färbungsnuancen in den Zellkernen und andern Gewebselementen oft die zuverlässigsten histologischen und cytologischen Aufschlüsse zu geben im stande sind.

Ein gelehrter Professor der Theologie, dem wir einige Schnittserien von *Termitoxenia* zeigten, bemerkte bei ihrem Anblick ganz zutreffend, die mikroskopische Forschung sei durch die modernen Färbungs- und Schnittmethoden zu einer creatio secunda, zu einer zweiten Schöpfung geworden, durch die alle die Herrlichkeiten, welche Gott durch die creatio prima in dem Innern dieser kleinen Wesen verborgen hat, erst offenbar werden.

Um unsern Lesern einen weiteren Begriff zu geben von der Anwendung des mikroskopischen Studiums auf die Erforschung der Biologie der Tiere, sei hier noch folgendes beigefügt. Wir wollten die Frage beantworten: Warum werden die „echten Gäste" der Ameisen und der Termiten von ihren Wirten mit besonderem Eifer und sichtlicher Naschhaftigkeit beleckt? Worauf beruht die Annehmlichkeit, die sie ihren Wirten hierbei bieten? Um dies zu entscheiden, mußte vorerst die folgende Frage gelöst werden: Welche Gewebe liegen den äußeren Exsudatorganen zu Grunde, an denen die Beleckung jener Gäste vorzugsweise erfolgt? Zur Beantwortung dieser letzteren Frage mußten wir in den letzten zehn Jahren ungefähr 20000 Schnitte durch eine Reihe von Arten jener kleinen Ameisenfreunde und Termitenfreunde, die hauptsächlich zu den Käfern gehören, anfertigen, und diese Schnitte mit Hilfe der mikroskopischen Gewebelehre studieren. Wir gelangten dabei zu dem Schlusse: Das Exsudat der echten Gäste, das sie ihren Wirten als Kostgeld für die gastliche Pflege bieten, ist teils ein direktes Produkt des Fettgewebes teils ein indirektes; im letzteren Falle ist es teils ein Drüsensekret teils ein Element der Blutflüssigkeit der Gäste [1]. Wir können somit jetzt die echten Gäste der Ameisen und der Termiten je nach ihren Exsudatgeweben in verschiedene Klassen einteilen und sind wenigstens um einen wesentlichen Schritt weiter gelangt in der tieferen Kenntnis jenes rätselhaften echten Gastverhältnisses.

---

[1] Die betreffende Arbeit erschien im Biologischen Zentralblatt 1903, Nr 2 5 6 7 und 8 unter dem Titel: „Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen."

5. Neuere Vervollkommnung der mikroskopischen Forschung.

Fahren wir nach dieser kleinen Digression mit der geschichtlichen Entwicklung der modernen Gewebe- und Zellenlehre fort.

Hand in Hand mit den neueren Färbungs- und Schnittmethoden hat sich noch das Hauptwerkzeug der mikroskopischen Forschung, das Mikroskop selber, immer weiter vervollkommnet. Die von Abbe in Jena durch sorgfältige physikalische Studien erdachten, in Bezug auf ihre Brechungs- und Dispersionsverhältnisse genau berechneten, von der Firma Schott & Co. in Jena gegossenen, sodann von der optischen Werkstätte Karl Zeiß in Jena weiter ausgeführten und von andern in- und ausländischen Firmen mehr oder minder glücklich nachgeahmten apochromatischen Objektive und die entsprechenden Kompensationsokulare begründeten ein weiteres Entwicklungsstadium der Mikroskopie. Die Klarheit der Bilder ist, wie wir aus eigener Erfahrung versichern können, bei diesen Linsensystemen im Vergleich zu den bisherigen achromatischen Objektiven und Huygensschen Okularen eine so vollkommene, daß man selbst bei den stärksten Vergrößerungen (1500 bis 2000fache Linearvergrößerung) noch alle Strukturverhältnisse der Gewebe mit großer Deutlichkeit sieht. Durch diesen Fortschritt der optischen Technik wird es erst begreiflich, wie die moderne Cytologie bis zur Kenntnis des feinsten Baues der ruhenden Zelle wie der Teilungs- und Befruchtungsvorgänge, die in derselben sich abspielen, vordringen und die Gesetzmäßigkeiten dieser wichtigsten Lebenserscheinungen feststellen konnte.

Wir müssen hier übrigens gleich bemerken, daß in den letzten Jahrzehnten des verflossenen Jahrhunderts die Gewebs- und Zellenlehre keineswegs in Deutschland allein gepflegt wurde, wo ihre Wiege gestanden hatte, und wo insbesondere die Zellenforschung durch Schleiden, Schwann, Remak, Leydig und Max Schultze zu einer eigenen Wissenschaft großgezogen worden war. Später finden wir unter den hervorragendsten Forschern — von denen wir nur wenige Namen nennen — auf diesem Gebiete in Deutschland außer den beiden letzterwähnten noch Strasburger, Weismann, Flemming, Bütschli, Henking, Heidenhain, Boveri, A. Brauer, Reinke, die Gebrüder Hertwig, Haecker, Erlanger, O. vom Rath, Schaudinn, Rhumbler usw.; in Böhmen Rabl; in Ungarn den Nervenzellenforscher Apáthy; in der Schweiz Fol; in Frankreich Ranvier, Balbiani, Giard, Maupas, Künstler, Guignard, Armand Gautier und Yves Delage; in Belgien van Bambeke, E. van Beneden und namentlich die vortrefflichen Cytologen der katholischen Universität Löwen, Abbé Carnoy, den Autor der Biologie cellulaire, und seine Schüler, unter denen besonders G. Gilson, A. van Gehuchten und Abbé Janssens durch bedeutungsvolle Publikationen bekannt sind; in Spanien Ramón y Cajal; in Italien Giardina; in Großbritannien und Irland

A. Sedgwick, Moore, McGregor und Dixon; in Schweden Retzius und Murbeck; in Rußland Kowalevsky, Tichomirow, Nawaschin und Sabaschnikoff; in Nordamerika Ch. Sedgwick Minot, Chittenden, E. B. Wilson, Th. H. Montgomery und Osborn; in Japan endlich den Direktor des zoologischen Instituts der kaiserlichen Universität Tokio, Chiyomatsu Ishikawa. Wir dürfen daher wohl sagen, daß alle zivilisierten Nationen der Gegenwart an dem Ausbau der modernen Gewebs- und Zellentheorie sich beteiligt haben[1].

Damit unsere Leser nicht etwa glauben, die Jesuiten hätten sich als „mittelalterliche Finsterlinge" diesen Fortschritten der Wissenschaft hemmend entgegengestellt, sei hier noch beigefügt, daß der holländische Jesuit H. Bolsius durch eine Reihe vortrefflicher Arbeiten[2] die mikroskopische Anatomie der Hirudineen (Blutegel) gefördert hat, durch die er eine Autorität erster Ordnung auf diesem Gebiete wurde. Ein allseitig anerkanntes Musterstück einer modernen morphologisch-biologischen Arbeit bildet auch die Studie des französischen Jesuiten J. Pantel über die Larve von *Thrixion halidayanum*[3]; ebenso noch die anatomisch-histologische Studie des belgischen Jesuiten Fr. Dierckx über die Analdrüsen der Käfer[4] und die biologisch-anatomische Studie des französischen Jesuiten R. de Sinéty über

[1] Selbstverständlich gilt dies nicht bloß für die Morphologie der Zelle, die wir hier vorzugsweise ins Auge faßten, sondern auch von ihren Lebenserscheinungen, namentlich von den Vorgängen der Zellteilung und Befruchtung, auf die wir später noch zurückkommen werden. Hier sei nur erwähnt die epochemachende, leider unvollendet gebliebene Biologie cellulaire von Carnoy (1884) und Oskar Hertwigs „Allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle" (1893), ferner die „Allgemeine Physiologie" von Max Verworn, die 1901 bereits in dritter Auflage erschien und im wesentlichen eine Cellularphysiologie ist. Man kann nur bedauern, daß Verworns Werk nicht frei geblieben ist von Phrasen, welche stark an Haeckel erinnern und die wissenschaftliche Würde vermissen lassen. So wird z. B. S. 214 bei der Parthenogenese niederer Tiere auch „die uralte Legende von der unbefleckten Empfängnis" erwähnt. Der Verfasser scheint ebensowenig wie Haeckel den Sinn des Dogmas von der unbefleckten Empfängnis verstanden zu haben.

[2] Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées, 1890; Les organes ciliés des Hirudinées, 1891; Le sphincter de la Nephridie des Gnathobdellides, 1894; La glande impaire de l'Haementaria officinalis, 1896; Recherches sur l'organe cilié de l'Haementaria officinalis, 1900 (in der Zeitschrift La Cellule erschienen). Ferner wären zu erwähnen eine Reihe von andern mikroskopischen Arbeiten desselben Verfassers in den Annales d. l. Société scientifique de Bruxelles, in den Memorie della Pontificia Accademia dei Nuovi Lincei, im Zoologischen Anzeiger (Leipzig), im Anatomischen Anzeiger (Jena) usw.

[3] Le *Thrixion halidayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires, 1898 (La Cellule T. XV).

[4] Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides, 1899 (La Cellule T. XVI); Les glandes pygidiennes des Coléoptères. 2[d] mémoire, 1900 (ebd. T. XVIII).

die Gespenstheuschrecken [1]. Diese Publikationen sind, wie auch die meisten Arbeiten von Carnoy, Gilson, van Gehuchten und Bolsius, größtenteils in der Zeitschrift La Cellule erschienen, die von dem durch Abbé Carnoy gegründeten cytologischen Institut der katholischen Universität Löwen herausgegeben wird. Diese Zeitschrift ist auch in deutschen Fachkreisen hochangesehen und bildet eine vortreffliche Widerlegung der Fabel von der wissenschaftlichen Inferiorität der Katholiken und insbesondere der romanisch sprechenden Nationen.

[1] Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, Lierre 1901. Das achte Kapitel dieser durch vortreffliche Tafeln illustrierten Arbeit beschäftigt sich mit den karyokinetischen Vorgängen in der Spermatogenese der Orthopteren und ist für die Kenntnis der akzessorischen Chromosomen von besonderem Interesse.

Drittes Kapitel.

Die neueste Entwicklung des Zellenbaues.

1. Die Zelle als Protoplasmaklümpchen mit einem oder mehreren Kernen 39. Verschiedene Form und Größe der Zelle. Zwerge und Riesen im Zellenvolke 40. Einkernige und mehrkernige Zellen 43.

2. Näheres Studium des Zellenbaues 45. Hyaloplasma und Spongioplasma. Theorien über die Struktur des letzteren; Faden- und Netztheorie, Wabentheorie, Körnchentheorie 46. Das Versöhnungsschema von Reinke-Waldeyer 49.

3. Feinere Struktur des Zellkerns 50. Chemische und physikalische Färbungstheorie. Fischers Theorie von der Polymorphie des Protoplasmas 51.

4. Rückblick auf die geschichtliche Entwicklung der Morphologie der Zelle 52. Die Zelle ist kein einfaches, sondern ein mannigfaltig zusammengesetztes Gebilde 54.

1. Die Zelle als Protoplasmaklümpchen mit einem oder mehreren Kernen.

Wir verließen vorhin (S. 26) die Zelle nach Franz Leydig (1857) und Max Schultze (1861) als ein Protoplasmaklümpchen mit einem (oder mehreren) Kernen. Das ist bis heute noch die Grundvorstellung vom Wesen der Zelle geblieben, wie wir aus den Definitionen ersehen können, welche Richard Hertwig in der sechsten Auflage seines Lehrbuches der Zoologie[1] und Matthias Duval in der zweiten Auflage seines Lehrbuches der Histologie[2] von der Zelle geben. In dieser Definition herrscht nahezu allgemeine Übereinstimmung zwischen den hervorragendsten cytologischen Autoritäten der verschiedenen Nationen, und das will bei einem so vielumstrittenen Gebiete, wie die moderne Zellenforschung es ist, nicht wenig sagen. Wenn man von einer sententia communis doctorum in irgend einem Wissenszweige reden kann, so darf man wohl behaupten, die obige Definition der Zelle sei eine solche, und zwar in ganz hervorragender Weise.

---

[1] Jena 1903, 51: „Die Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma mit einem oder mehreren Kernen."

[2] Précis d'Histologie, Paris 1900, 26: La cellule est essentiellement une petite masse de protoplasma avec un noyau.

Allerdings herrscht diese Übereinstimmung mehr auf zoologischem und histologischem als auf botanischem Gebiete[1]. In manchen kleinsten pflanzlichen Lebewesen, namentlich in vielen Bakterien, ist nämlich ein eigentlicher, differenzierter Kern noch nicht nachgewiesen[2]. Wir sagen „ein eigentlicher, differenzierter Kern" ; denn darüber einigt man sich immer mehr, daß wenigstens die Kernsubstanz, in kleinere Stückchen verteilt, welche R. Hertwig Chromidien nennt[3], auch in den früher für kernlos gehaltenen Mikroorganismen vorhanden sei. Hierfür spricht auch die Entdeckung eines echten Kerns bei *Bacillus Bütschlii* in einem bestimmten Studium der Sporenbildung dieses Spaltpilzes[4]. Wir werden übrigens auf die Frage der „Kernlosigkeit" jener kleinsten Lebewesen in einem späteren Abschnitte (Kap. 7) nochmals zurückzukommen haben auf Grund der neuesten Ausführungen von R. Hertwig und J. Reinke. Hier genügt es uns zu wissen, daß man den Zellkern — sei es nun als Ganzes oder in seinen Teilstücken — auch heute noch in die Begriffsbestimmung der lebenden Zelle aufnehmen kann und muß. Dagegen gehören die in den meisten Pflanzenzellen außer dem Cytoplasma und dem Kern noch vorhandenen Chromatophoren sicher nicht zum Wesen der Zelle, da sie in den Bakterien und den Pilzen völlig fehlen und auch sämtlichen tierischen Zellen abgehen[5]. Wir wenden uns daher jetzt der weiteren Schilderung des Zellenbaues zu.

Form und Größe der Zelle sind außerordentlich mannigfaltig. Die theoretische Normalform der freien, d. h. nicht mit andern ihresgleichen zu einem Gewebe verbundenen Zelle ist zwar die Kugelform. Aber selbst die einzelligen Tiere und Pflanzen richten sich nur selten nach dieser Norm, und noch viel seltener die zu Geweben vereinigten Zellen. Diese sind bald rundlich, bald oval, bald zylindrisch, bald kubisch, bald fünf- oder sechseckig; bald sind sie in allen drei Ausdehnungen fast gleich dick, bald ganz flach und platt wie die Zellen des Plattenepithels (Fig. 1 d), bald außerordentlich langgestreckt wie die spindelförmigen Zellen der glatten Muskelfasern und die noch schlankeren, zur Bildung der quergestreiften Muskelfasern dienenden Zellen (Fig. 1 c). Meist haben die Zellen, die zu

---

[1] Vgl. das Lehrbuch der Botanik für Hochschulen von Strasburger, Noll, Schenk und Karsten (6. Aufl., Jena 1904) 46—47 270 274, wo angegeben wird, daß für die Spaltalgen und Spaltpilze „das Vorhandensein von Zellkernen noch unsicher" ist.

[2] Vgl. hierüber auch J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie (1901) 256 ff.

[3] R. Hertwig, Die Protozoen und die Zellentheorie (Archiv f. Protistenkunde I [1902] 1—40).

[4] Fr. Schaudinn, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. 1. *Bacillus Bütschlii* n. sp. (Archiv f. Protistenkunde I 306 ff.)

[5] Vgl. Strasburger ꝛc., a. a. O. 46 u. 47.

Geweben sich verbinden, keine Fortsätze, wobei wir natürlich von den durch Heitzmann (1873) entdeckten protoplasmatischen Verbindungssträngen (Intercellularbrücken)[1] derselben absehen; manche Zellen besitzen dagegen zwei oder mehrere lange Ausläufer, durch die sie ein verästeltes Aussehen gewinnen; dies ist besonders bei Nervenzellen der Fall und hängt mit den telegraphischen Funktionen derselben innig zusammen.

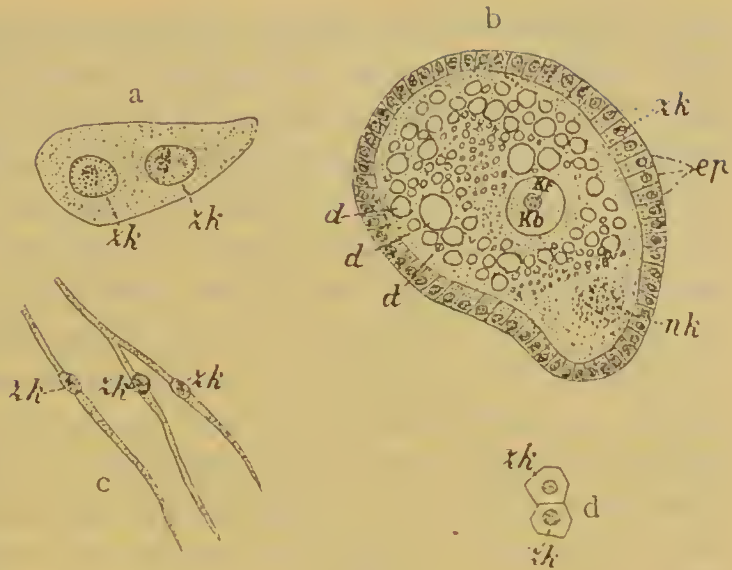


Fig. 1.
Vergrößerung 230fach [Zeiss, D. Ocul. 2]).
(Sämtliche Abbildungen sind nach den Schnittserien mit der Hellkammer gezeichnet.)

Erklärung von Fig. 1.

a = Zweikernige Riesenzelle des abdominalen Fettkörpers eines physogastren Individuums von *Termitoxenia Heimi* Wasm. zk, zk = Zellkerne.

b = Junges Ei von *Termitoxenia Heimi* Wasm. Die Eizelle ist noch von dem Follikelepithel des Ovariums eingeschlossen. (Aus einem Sagittalschnitte eines physogastren Individuums von *T. Heimi*.)

ep = Epithelzellen des einschichtigen Follikels.

zk = Zellkerne der Epithelzellen.

kb = Keimbläschen (Zellkern des Eies).

kf = Keimfleck (Kernkörperchen des Eizellkerns).

d, d = Dotterkügelchen.

nk = Rest des Kernes einer Nährzelle, deren Material zur Dotterbildung verwendet wurde.

c = Drei einzellige Muskelfasern aus der Hautmuskulatur des Hinterleibes eines stenogastren Individuums von *Termitoxenia (Termitomyia) mirabilis* Wasm. zk = Zellkern.

d = Zwei Epithelzellen aus der Hypodermis des Hinterleibes eines stenogastren Individuums von *Termitoxenia Heimi*. zk = Zellkern.

Minder wechselvoll als die Form der Zelle ist diejenige des Zellkerns. Doch kommen auch hier außer der gewöhnlichen kugeligen oder ovalen Gestalt noch manche andere vor. Ganz sonderbar sind die verästelten Kerne der malpighischen Gefäße mancher Schmetterlingsraupen und die rosenkranzförmigen Kerne gewisser einzelliger Urtiere *(Stentor)*.

Wenn wir nach der Größe einer Zelle fragen, so müssen wir erst einen Maßstab haben, um sie messen zu können. In dieser Beziehung gleichen die kleinen Zellen den sog. großen Männern: man darf beide nicht „mit gewöhnlichem Maße" messen; mit einer altmodischen Elle kommen wir dabei ebensowenig zum Ziele wie mit einem modernen Meterstab. Die Messung einer Zelle geschieht unter dem Mikroskop, und zwar

[1] Näheres über die protoplasmatischen Zellbrücken siehe bei Wilson, The cell[2] 59—60, wo über ihren Nachweis bei den verschiedensten Zellen des Tier- und Pflanzenreichs eingehende Angaben sich finden.

am einfachsten auf folgende Weise: Unter einer bestimmten, aus der Vergrößerungstabelle bekannten Vergrößerung zeichnet man die Umrisse der Zelle mittels der Hellkammer (Camera lucida) auf ein Blatt Papier; dann mißt man dieses vergrößerte Bild mit einem feinen Millimetermaße und dividiert die erhaltene Ziffer durch die angewandte Vergrößerungsstärke. Wenn beispielsweise die bei 230facher Linearvergrößerung gezeichnete Zelle einen größten Durchmesser von 23 mm aufweist, so ist ihre wirkliche Größe 0,1 mm. Das ist bereits eine wahre „Riesenzelle", wenigstens für die Dimensionen einer tierischen Zelle; aus solchen Riesenzellen (vgl. Fig. 1 a) setzt sich z. B. der abdominale Fettkörper der uns bereits bekannten[1] termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* zusammen. Weitaus die meisten andern Zellen der tierischen Gewebe sind Zwerge dagegen, und die Zwerge unter diesen Zwergen sind durchschnittlich die Blutzellen, namentlich bei den Insekten, sowie auch die Samenzellen der meisten Tiere. Daher hat man als konstante Maßeinheit für die mikroskopische Messung der Zellen den tausendsten Teil eines Millimeters eingeführt, den man Mikromillimeter oder schlechthin Mikro nennt und mit dem Buchstaben μ bezeichnet. Obenerwähnte Riesenzellen des Fettkörpers von *Termitoxenia* haben somit einen größten Durchmesser von 100 μ. Zellen von 10 μ (z. B. Fig. 1 d und 1 b, ep) gehören bereits in die mittlere Größenklasse, woraus sich begreift, daß wir obige Zellen mit Recht als Giganten bezeichnen durften.

Aber es gibt tierische Zellen, die noch weit größer werden als jene Riesenzellen, und das sind die Eizellen. Diese umfassen die wahren Zellenriesen des Tierreichs[2]. Schon die reife Eizelle eines winzig kleinen, nur 2 mm langen Insektes wie *Termitoxenia* erreicht einen Längsdurchmesser von fast 1 mm, also die Hälfte der gesamten Körperlänge des ganzen Tieres. Diese *Termitoxenia*-Eier zählen daher zu den relativ größten in der ganzen Tierreihe. Die absolut größten Eizellen finden wir dagegen bei den Vögeln; ein Straußenei oder Moaei kann man in der Tat mit der Elle oder mit dem Meterstabe messen. Das Vogelei ist wirklich nichts anderes als eine einzige riesig große Eizelle, die überdies mit einer Hülle von Eiweiß und einer Schale umschlossen ist. Zur Eizelle selber gehört nämlich hier außer dem Keimbläschen, das den Kern des protoplasmatischen Teiles der Eizelle, des „Bildungsdotters" darstellt, noch eine überwiegend große Menge von „Nahrungsdotter" oder „Deutero-

[1] Vgl. oben S. 30 ff.

[2] Sehr große Zellen bilden übrigens auch die Plasmodien der Mycetozoen, die man auch als „Schleimpilze" (Myxomyceten) zu den niedern Pflanzen rechnet, während andere sie den Protozoen einreihen. Vgl. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie[6] (1903) 50 170—171.

plasma"[1], der nichts anderes ist als das Eigelb des Vogeleies. Das Eiweiß und die Schale kommen dagegen erst später nach der Befruchtung des Eies als äußere Eihüllen dazu und sind keine Bestandteile der Eizelle. Dem Deuteroplasma oder Nahrungsdotter verdanken die tierischen Eizellen ihre hervorragende Größe. Er findet sich in den Eiern jener Tiere, die „Eier legen", im Gegensatz zu den lebendig gebärenden; denn bei ersteren muß zur Entwicklung des Embryos eine bedeutende Masse Nährmaterial im Ei selber aufgespeichert werden.

Um die verschiedenen Formen und Größen der Zelle durch einige anschauliche Beispiele zu erläutern, bildeten wir einige Zellen von *Termitoxenia* auf S. 41 ab. Außer den Erklärungen, die unter den Figuren stehen, ist nur noch zu bemerken, daß wir der Raumersparnis halber in Fig. 1 b nicht eine reife, vollentwickelte, sondern eine ziemlich junge Eizelle wiedergegeben haben, die noch von einem breiten Follikelepithel umgeben ist und an ihrem unteren Ende den Rest einer noch nicht völlig aufgezehrten Nährzelle enthält. Da letztere bereits der Substanz des Eies einverleibt ist, mißt die junge Eizelle (ohne das Epithel) immerhin schon 135 μ in der Länge und 95 μ in der Breite. Eine reife Eizelle derselben *Termitoxenia*-Art würde, mit der nämlichen 230fachen Linearvergrößerung gezeichnet, einen Raum von 2 dm einnehmen und daher eine ganze Seite unseres Druckes für sich allein beanspruchen.

Bei Pflanzen kommen ebenfalls wahre Riesenzellen vor, beispielsweise Bastzellen von 2 dm Länge bei allerdings geringer Breite. Auch unter den niedern Pflanzen, z. B. in der Algengattung *Caulerpa*, gibt es Zellen von mehreren dm Länge; die ganze Pflanze mit Wurzel, Stengel und Blättern bildet hier nach der Auffassung J. Reinkes und anderer Botaniker eine einzige vielkernige Zelle[2]. Die Zwerge unter den Pflanzenzellen sind manche Bakterien, die nicht ganz 1 μ als Längsdurchmesser erreichen. Aber schon das Blumenblatt eines Veilchens, dessen Zellen verhältnismäßig groß sind, enthält etwa 50 000 Zellen.

Weitaus die meisten Zellen sind einkernig, und wenn mehrere Kerne in ihnen auftreten, so ist dies gewöhnlich der Beginn eines Vermehrungsprozesses der Zelle durch Teilung. Aber es gibt auch Zellen, welche dauernd mehrere Kerne aufweisen. Hierher gehören beispielsweise die Zellen des Knochenmarks der Wirbeltiere und teilweise auch die als „Syncytien" bezeichneten Formen des Fettgewebes bei den Insekten und

---

[1] Im Gegensatz zum Protoplasma nannte E. van Beneden den Nahrungsdotter „Deutoplasma". Dieses Wort muß jedoch richtiger „Deuteroplasma" heißen.

[2] Vgl. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie 213, sowie dessen Monographie der Gattung *Caulerpa*, ferner Lennis-Frank, Synopsis der Pflanzenkunde III[3], Hannover 1886, § 890; van Tieghem, Traité de Botanique (1891) 9—10.

andern Gliederfüßlern. Carnoy hält dieselben in seiner klassischen und bahnbrechenden Arbeit über „die Zellteilung bei den Gliederfüßlern“[1] sogar sämtlich für vielkernige Riesenzellen, nicht für Zellenmassen, die durch Fusion verschiedener Zellen gebildet werden, eine Ansicht, die man allerdings nicht ganz teilen kann, da es auch zweifellose Fälle gibt, in denen Synzytien durch allmähliches Verschwinden der Zellwände von Einzelzellen entstehen, z. B. bei *Termitomyia*, einer Untergattung von *Termitoxenia*. Bei der Untergattung *Termitoxenia* (im engeren Sinne) sind nämlich dieselben Fettzellen noch in Form von riesigen Einzelzellen mit scharfen Zellgrenzen vorhanden; manche derselben sind auch bei den völlig erwachsenen physogastren Individuen, wo keine Zellteilung mehr erfolgt, im Besitze von zwei Kernen (vgl. Fig. 1 a) statt des gewöhnlichen einen. Nach Weismann[2] kommen auch in dem „guirlandenförmigen Zellenstrang“ von Fliegenlarven mehrkernige Zellen vor. Zwei- oder mehrkernige Zellen fanden wir ferner in den Schwingkölbchen (Halteren) von *Termitoxenia*, ähnlich wie sie in den Schwingkölbchen gewöhnlicher Zweiflügler bereits früher durch Bolles-Lee entdeckt wurden[3]. Auch bei manchen niedern Pflanzen (z. B. den Thallophyten) sind mehr- bis vielkernige Zellen keine Seltenheit: in der Algenfamilie der Siphoneen (*Caulerpa*, *Vaucheria* usw.) stellt die ganze Pflanze eine vielkernige Riesenzelle dar, wie bereits oben bemerkt wurde.

Wie es in den Geweben der Organismen Zellen geben kann und tatsächlich gibt, welche mehrere Kerne ihr eigen nennen, ohne deshalb in mehrere Zellen zu zerfallen, so existieren auch unter den niedersten tierischen Lebewesen, den Urtieren oder Protozoen, manche einzellige Organismen, die im Besitze von zwei oder mehreren Kernen sind, ohne deshalb zur Teilung ihrer Leibessubstanz in mehrere Individuen verurteilt zu sein.

Von den mehrkernigen Zellen müssen unsere Leser jedoch jene Zellen sorgfältig unterscheiden, welche neben oder in dem wirklichen Zellkern (nucleus) noch ein oder mehrere kleine rundliche Gebilde umschließen, die man Kernkörperchen (nucleoli) oder Nebenkerne nennt. Schon die Begründer der Zellenlehre, Schleiden und Schwann, hatten dieselben bemerkt und schrieben ihnen eine wesentliche Bedeutung als besondern Strukturelementen der Zelle zu. Da diese Anschauung sich jedoch als irrtümlich erwies, und die meisten Kernkörperchen nichts weiter sind als bestimmte Differenzierungen der gewöhnlichen Kernsubstanz, deshalb schwiegen wir absichtlich von ihrer Existenz bis jetzt, wo wir die Morphologie der Zelle näher studieren wollen.

---

[1] La Cytodiérèse chez les Arthropodes (La Cellule, T. I [1885], n. 2, 235 ff).

[2] Die Entwicklung der Dipteren, Leipzig 1864, 132 u. Taf. 8, Fig. 10.

[3] Les balanciers des Diptères (Recueil Zoolog. Suisse II [1885] 389 et pl. XII, fig. 18).

2. Näheres Studium des Zellenbaues.

„Die Zelle", so sagt Gustav Schlater in einer Schilderung der Genesis der modernen Zellentheorie[1], „ist ein Klümpchen Protoplasma, welches mit allen Lebenseigenschaften begabt ist. Das ist die von Max Schultze gegebene Formel. Es schien, als ob damit der Begriff der Zelle seine volle Entwicklung erlangt habe. Man mußte jetzt nur an diese Zelle herantreten und dieselbe einer vielseitigen Forschung unterziehen. Und wirklich, von nun an war die Aufmerksamkeit der Repräsentanten aller Zweige der Biologie auf die Zelle gerichtet. Das Wort ‚Protoplasma' wich nicht von den Lippen, und die Zahl der Arbeiten, welche der Erforschung des Baues und des Lebens dieser elementaren Einheit lebendiger Substanz gewidmet wurden, ist eine so große, daß es unmöglich wäre, dieselben alle durchzulesen. Diese Arbeit erwies sich als im höchsten Grade fruchtbar; jeder Schritt brachte neue Beweise zu Gunsten der allgemeinen biologischen Bedeutung der Zellentheorie; jede Arbeit war ein neuer Hinweis auf die Zelle als Ausgangspunkt einer jeglichen weiteren Erkenntnis der Natur. Der Ruhm der Zelle stieg; sie selbst wurde immer komplizierter und komplizierter; in ihrem Körper, in diesem Klümpchen oder Tropfen lebendiger Substanz, offenbarte sich den Forschern ein zusammengesetzter Bau, immer weitere Einzelheiten dieses Baues, und mit jedem Tage vertiefte sich die Wissenschaft immer mehr in die ganze Kompliziertheit der im geringen Volumen der Zelle vor sich gehenden Lebensvorgänge."

Wir stehen somit vor der interessanten Frage: Ist die Zelle ein einfaches oder ein zusammengesetztes Wesen? Stellt sie die letzte biologische Einheit in der Organismenwelt dar oder ist sie selber wieder ein Miniaturorganismus, der sich aus untergeordneten Einheiten aufbaut? Wir haben hier eine wichtige und für die Lösung des Lebensproblems folgenschwere Frage vor uns, deren Charakter als Doppelfrage nur zu oft übersehen wird. Um so schärfer müssen wir ihn hier betonen und jene Frage in zwei verschiedenen Fragen auflösen, die sie enthält: 1. Ist die Zelle morphologisch einfach? 2. Bildet sie die letzte biologische Einheit des organischen Lebens oder ist sie nur ein Aggregat aus niedern Elementareinheiten? Man kann die Einfachheit der Zelle verneinen und doch ihre Einheit bejahen; denn Einheit und Einfachheit sind nach den ewigen Denkgesetzen, die auch für den homo sapiens des 20. Jahrhunderts noch volle Gültigkeit besitzen, zwei durchaus verschiedene Begriffe.

---

[1] G. Schlater, Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre (Biologisches Zentralblatt XIX [1899], Nr 20—24, 665).

Daher wird auch die moderne Naturforschung nur dann zu gesicherten philosophischen Resultaten über das Wesen des Lebens gelangen, wenn sie jene beiden Begriffe der Einheit und der Einfachheit nicht verwechselt. Versuchen wir nun auf Grund der Tatsachen jene beiden Fragen zu beantworten[1].

Ist die Zelle einfach? Nein; sie ist kein einfaches, sondern ein vielfach zusammengesetztes Wesen, ein wahrer Mikrokosmos. Sie besteht aus einer Reihe morphologisch, chemisch[2] und physiologisch verschiedener Teile, auf deren harmonischer Verbindung die biologische Einheit des Lebensprozesses der Zelle beruht. Obwohl aber alle Teile der Zelle an den Lebenstätigkeiten mehr oder weniger beteiligt sind, so kommt doch einem bestimmten Teile, dem Zellkern, bei den wichtigsten Vorgängen die Führerrolle zu[3]. Dies ist in kurzen Zügen das Ergebnis der neuesten Zellenforschung, auf deren Einzelheiten wir nun etwas näher eingehen wollen[4].

Die beiden morphologischen Hauptteile der Zelle sind der Zelleib und der Zellkern; das ist ja schon seit der Entdeckung des letzteren durch Leeuwenhoek[5] bekannt. Sie sind zugleich auch bis heute noch die wesentlichen Bestandteile der Zelle, während die Membran, die den Zelleib umschließt, und die Kernkörperchen, die im Kerne sich finden, als unwesentlich erkannt wurden[6]. Das Protoplasma des Zelleibes wird Cytoplasma genannt. Anfangs stellte man sich dasselbe völlig homogen vor, später, namentlich seit Dujardins Untersuchungen (1835), fand man in ihm kleine Körnchen, dann trat allmählich eine faden- oder netz- oder wabenförmige Struktur zu Tage. Das sind ebensoviele moderne Theorien über den Bau des Cytoplasmas. Mit Ausnahme der erstgenannten unterscheiden alle in dem Protoplasma des Zelleibes zweierlei verschiedene Substanzen: eine

---

[1] Vgl. auch Yves Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris 1895.

[2] Auf die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas und der einzelnen morphologisch verschiedenen Teile der Zellen gehen wir hier nicht ein, da dieselbe noch viel zu wenig aufgeklärt ist (vgl. hierüber im 2. Kap. S. 26). Wie verwickelt allein schon die chemische Zusammensetzung des Zellkerns ist, zeigt die Studie von Dr Hans Malfatti, Zur Chemie des Zellkerns (Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck XX, 1891—1892).

[3] Dies gestehen auch jene zu, die wie J. Reinke die Differenzierung des Zellkerns zu einem besondern morphologischen Gebilde für unwesentlich halten (s. dessen Einleitung in die theoretische Biologie [1901] 256).

[4] Vortreffliche Ausführungen über die Morphologie der Zelle sowie über die verschiedenen Theorien der feineren Struktur des Zelleibs und Zellkerns bietet E. B. Wilson in seinem Buche The cell[2] (1900) 19—62.

[5] Vgl. oben S. 24.

[6] Auf die Polkörperchen (Centrosomen) werden wir erst im 5. Kapitel eingehen.

durchsichtige Grundsubstanz (Hyaloplasma nach Leydig) und eine die Körnchen (Mikrosomen), die Fäden, das Netzwerk oder die Waben bildende Gerüstsubstanz (Spongioplasma nach Leydig). Erstere hat man auch ganz passend als Cytoplasma (Zellenplasma) bezeichnet, letztere dagegen als Cytomitom (Zellenfadenwerk). Beide Substanzen haben übrigens von verschiedenen Forschern eine ganze Reihe verschiedener Namen erhalten[1], welche geeignet wären, ein althellenisches Ohr in schauerliches Entzücken zu versetzen, wenn es vernähme, wie viele moderne Sprößlinge die außerordentlich fruchtbaren Wortbildungsgesetze der griechischen Sprache zu Tage gefördert haben. Für die Vertreter der Homogeneität des Cytoplasmas gibt es in der lebenden Zelle nicht zweierlei morphologisch verschiedene Substanzen, sondern nur eine; sie möchte die Körnchen und Fäden und Maschen des sog. Zellgerüstes nur für Kunstprodukte erklären, welche eine Wirkung der chemischen Reagenzien und Farbstoffe sein sollen, mit denen die mikroskopische Technik ihre Objekte behandelt.

Diese Theorie zählt jedoch aus guten Gründen nur noch wenige Anhänger[2]; denn die neuere mikroskopische Technik hat auch in der lebenden Zelle eine Struktur nachgewiesen, die durch die Fixierungs- und Färbungsprozesse nicht erst erzeugt, sondern bloß sichtbar gemacht wird. Ganz besonders gilt dies von der Filarstruktur des Spongioplasmas, mit welcher die Netzstruktur desselben tatsächlich zusammenfällt. Sie wurde von Karl Frommann zuerst entdeckt, namentlich durch Flemming[3] zur evidenten Anschauung gebracht und durch zahlreiche andere Forscher, wie Klein, Leydig, Carnoy, Heidenhain, Zimmermann usw., als gesichertes Beobachtungsresultat bestätigt. Ob man dabei auf die protoplasmatischen Fäden (Flemming) oder auf das durch dieselben gebildete Netzwerk (Carnoy) das Hauptgewicht legt, ist von nebensächlicher Bedeutung.

Eine andere Auffassung der feineren Zellstruktur vertritt die Alveolartheorie Bütschlis, nach welcher das Protoplasma der Zelle einen waben- oder schaumförmigen Bau besitzt, der auf der mechanischen Mischung von verschiedenen, das Protoplasma zusammensetzenden Flüssigkeiten beruhen soll. Daß in der flüssigen Zwischensubstanz (Hyaloplasma) häufig wirkliche

---

[1] Vgl. Bütschli, Über die Struktur des Protoplasmas 19 (Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1891, 14—29).

[2] A. Fischer, dessen Theorie von der Polymorphie des Protoplasmas wir weiter unten begegnen werden, kann nicht zu den Verteidigern der Homogeneität des Protoplasmas gerechnet werden.

[3] Vgl. W. Flemming, Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse und Anschauungen von den Zellstrukturen. Vortrag, gehalten zur Eröffnung der 13. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft zu Tübingen am 22. Mai 1899 (Naturwissenschaftliche Rundschau XIV [1899], Nr 35 u. 36).

Bläschen (Vakuolen) sich finden, die mit einer andern Flüssigkeit gefüllt sind, ist zwar eine Tatsache, die auch von den Gegnern jener Theorie nicht in Abrede gestellt wird; aber sie leugnen trotzdem, daß der feinere Bau des Protoplasmas bloß auf dem Vorhandensein dieser Bläschen beruhe; denn wo das Spongioplasma, nach Bütschlis Methode behandelt, eine wabige Struktur zu zeigen schien, habe sich bei näherer Untersuchung herausgestellt, daß in Wirklichkeit ein Fadennetz derselben zu Grunde liege. Zudem sind die Hauptbeweise Bütschlis für seine Alveolartheorie aus künstlichen Mischungen verschiedener Flüssigkeiten hergenommen, die eine oberflächliche Ähnlichkeit mit Zellstrukturen besitzen, für das Wesen der Zellstruktur selber jedoch an sich nichts zu beweisen vermögen.

Wir möchten übrigens über die Alveolartheorie Bütschlis nicht so ungünstig urteilen. Man muß in ihr unterscheiden zwischen der Annahme eines wabigen Baues der Zelle und zwischen der Erklärung desselben durch mechanische Mischung verschiedener Zellflüssigkeiten. Die letztere Hypothese dürfte allerdings sehr fraglich sein. Dagegen gewinnt die Anschauung von dem alveolären Bau vieler Zellen durch neuere Studien einer Reihe von Forschern immer mehr an Boden. Was wir auf dünnen mikroskopischen Schnitten bei starker Vergrößerung als Netzwerk in der Zelle wahrnehmen, scheint in der Tat oft nur der optische Durchschnitt eines Gerüstwerkes zu sein, das nicht aus Maschen sondern aus Kammern besteht; dann hat aber das Protoplasma der betreffenden Zellen in Wirklichkeit nicht einen netzförmigen, sondern einen wabenförmigen Bau. Auf unsern Schnittserien der großen Drüsenzellen, die in den Flügeldecken eines termitophilen Käfers (*Chaetopisthes Heimi*) enthalten sind, fanden wir mitunter eine deutliche Alveolarstruktur des Spongioplasmas[1]. Die Wabentheorie scheint daher neben der Netztheorie zu recht zu bestehen.

Minder zutreffend als die Wabentheorie Bütschlis ist die Granulartheorie Altmanns[2], welche die Körnchenstruktur des Protoplasmas verteidigt. Würde diese Theorie bloß behaupten, in der hellen Zwischenmasse der Zellsubstanz seien vielfach kleine Körnchen eingelagert, die man jetzt gewöhnlich Mikrosomen nennt, so wäre dagegen nichts einzuwenden; denn soweit beruht sie auf tatsächlichen Befunden. Aber Altmann leugnet zugleich die Faden- oder Netzstruktur des Spongioplasmas und will dieselbe bloß aus einer Aneinanderreihung jener Körnchen erklären. Dem gegenüber macht Flemming mit Recht darauf aufmerksam, daß die Mikrosomen zwar häufig in Rosenkranzform am Netzgerüste aufgereiht seien, daß sie aber aus

[1] Vgl. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisen- und Termitengästen (Biolog. Zentralblatt XXIII [1903], Nr 2—8, 269).

[2] Vgl. Richard Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen², 1894.

eben diesem Grunde nicht das Netzgerüst selber allein ausmachen. Überdies hat man nachgewiesen, daß ein großer Teil der berühmten Altmannschen Körnchen gar keine Mikrosomen waren, sondern bloße Kunstprodukte, die durch chemische Reagenzien sich zufällig gebildet hatten; ja sogar Stoffwechselprodukte des Protoplasmas und andere fremdartige Einschlüsse desselben waren von Altmann für seine Granula gehalten worden. Das tat dem wissenschaftlichen Ansehen seiner Theorie großen Eintrag. Ihr Hauptfehler jedoch besteht darin, daß sie die im Protoplasma enthaltenen Körnchen für das einzige wesentliche Element der lebenden Substanz erklärt und dieselben mit kühnem Griffe in Elementarorganismen verwandelt, aus denen die Zelle als „Individuum zweiter Ordnung" zusammengesetzt sein soll. Auf diese jeder tatsächlichen Basis entbehrende und auch von weitaus den meisten Forschern entschieden zurückgewiesene Auffassung Altmanns werden wir später zurückzukommen haben bei der Frage nach der Einheit der Zelle.

In Bezug auf die Bedeutung, welche den beiden morphologisch verschiedenen Elementen des Zelleibes, dem Hyaloplasma (Cytoplasma) und dem Spongioplasma (Cytomitom) beizulegen ist, weichen manche Forscher erheblich voneinander ab. Während Heitzmann, van Beneden, Reinke, Carnoy, Ballowitz usw. in dem letzteren, dem Zellgerüste, das eigentlich lebendige, speziell das bewegliche und kontraktile Element der Zelle sehen zu müssen glaubten, hielten andere, namentlich Leydig, dafür, daß das erstere, die helle Zwischenmasse, die eigentliche Lebenssubstanz bilde. Beide Ansichten müssen jedoch, wie schon Flemming bemerkt, wahrscheinlich miteinander vereinigt werden; weder das Hyaloplasma allein noch das Spongioplasma allein kommt in einer lebenden Zelle vor, und beide sind deshalb als wesentlich für die Natur des Protoplasmas anzusehen, obwohl wahrscheinlich dem Zellgerüst nach Flemmings Ansicht, der auch die meisten andern Forscher zuneigen, eine wichtigere Rolle zukommen dürfte als der Zwischensubstanz. Es liegt übrigens auf der Hand, daß wir uns hier einstweilen mit Hypothesen verschiedener Wahrscheinlichkeitsgrade begnügen müssen. Auch die einzelnen hier skizzierten Theorien über den feineren Bau der Zelle besitzen alle noch einen mehr oder weniger hypothetischen Charakter.

In jüngster Zeit, in den Jahren 1895—1896, ist noch eine andere Theorie über die Struktur der Zelle von Friedrich Reinke aufgestellt und von Wilhelm Waldeyer zu einem übersichtlichen Schema erhoben worden, welches Gustav Schlater[1] für die neueste Etappe der modernen Morphologie der Zelle erklärt. Diese Theorie sucht die verschiedenen Ansichten über

---

[1] Im Biolog. Zentralblatt XIX (1899), Nr 20, 676.

den Bau des Protoplasmas miteinander zu vereinigen. Nach ihr ist in der homogenen Grundsubstanz der Zelle (dem Cytoplasma anderer Autoren) ein verschiedenartig gebildetes Netzgerüst (das Cytomitom) eingelagert, welches im wesentlichen ein wabenartiges Fachwerk bilden soll, in dessen Wänden feinere Körnchen (die Mikrosomen) eingebettet liegen und unter Umständen zu Fäden und Fadennetzen sich aneinanderreihen sollen. Das Hauptfachwerk der Zelle soll aber seinen wabenähnlichen Bau durch die größeren Vakuolen (Bläschen) und die gröberen Körnerarten, die es umschließt, erhalten. Dieses Versöhnungsschema von Reinke-Waldeyer ist recht geeignet, ein übersichtliches Bild von dem Zellenbau Anno 1900 zu bieten; es besitzt jedoch insofern einen theoretischen Nachteil, als es ein wesentliches Strukturelement, nämlich das mit aneinandergereihten Mikrosomen ausgestattete Netz- oder Wabenwerk des Zellgerüstes, zu sehr in den Hintergrund drängt im Vergleich zu einem unwesentlichen Element, nämlich zu den Vakuolen und gröberen Körnern des Zellinhaltes.

3. Feinere Struktur des Zellkerns.

Bisher haben wir uns nur mit dem feineren Bau des Zelleibes beschäftigt; jetzt kommen wir erst zur Struktur des Zellkerns. Auch hier finden wir zwei Hauptsubstanzen vor, welche jedoch in morphologischer, physiologischer und chemischer Hinsicht voneinander weit mehr verschieden sind als das Spongioplasma vom Hyaloplasma des Zelleibes. Nach ihrem Verhalten gegenüber den Farbstoffen, die bei den mikroskopischen Färbungsmethoden zur Anwendung kommen, haben die beiden Grundsubstanzen des Zellkerns die Namen Chromatin und Achromatin erhalten; nach ihren chemischen Eigenschaften heißt erstere das Nuklein, letztere das Linin. Das Chromatin (Nuklein) färbt sich sehr stark mit Karmin, Hämatoxylin usw., während das Achromatin (Linin) jene Farbstoffe gar nicht oder nur unter besondern Verhältnissen annimmt. Das Achromatin, die farblose Kernsubstanz, zeigt wiederum eine ähnliche Struktur wie das Protoplasma des Zelleibes: man kann nämlich in ihm eine Flüssigkeit, den Kernsaft, unterscheiden, welche den Namen Karyoplasma (Kernplasma) führt, und ein faden-, netz- oder wabenförmiges Gerüst, welches man Karyomitom (Kernfadenwerk) genannt hat, analog zu dem Cytoplasma und Cytomitom des Zelleibes. Bei großen Kernen ist der Kern nach außen von einer eigenen Membran (Kerntasche) umgrenzt.

Als eine Hauptsubstanz des Kerns bezeichneten wir das Chromatin (Nuklein), welches die stark färbbaren Kernteile bildet. Neben ihm findet sich noch eine andere mit ihm eng verbundene, minder stark färbbare, aber sowohl von dem Chromatin als von dem Achromatin (Linin) auch chemisch verschiedene Substanz vor, das Plastin oder Paranuklein. Beide

(das Nuklein und das Plastin) zusammen bilden die chromatischen Kernkörperchen, das chromatische Kerngerüst oder den chromatischen, knäuelförmig aufgerollten Kernfaden; dies sind nur verschiedene Namen für die verschiedene Gestalt, welche die Nuklein-Plastinelemente im Kerne annehmen können. In Bezug auf das Verhältnis, in dem sie zum achromatischen Kerngerüste stehen, finden wir wiederum mehrere verschiedene Theorien, von Flemming, Carnoy usw., auf die wir hier nicht näher eingehen können. Es sei nur noch bemerkt, daß zweierlei Arten von Kernkörperchen (nucleoli) beobachtet sind: mehr oder minder stark färbbare, die aus verschiedenen Verbindungen von Nuklein mit Paranuklein bestehen, und anderseits farblose, nur aus Paranuklein gebildete, welche mehr oder minder durchsichtige Bläschen darstellen und „echte Nukleolen" heißen.

Woher kommt es denn, daß verschiedene Teile der Zelle gegenüber denselben Farbstoffen sich ganz verschieden verhalten und es dadurch dem Auge des Forschers ermöglichen, in die Geheimnisse der Zellstruktur hineinzublicken? Es bestehen hierüber zwei grundverschiedene Ansichten. Die eine, welche man als die chemische Färbungstheorie bezeichnet, nimmt an, daß die verschiedene Färbbarkeit der verschiedenen Zellteile auf der verschiedenen chemischen Affinität der betreffenden Eiweißverbindungen gegenüber den angewandten Farbstoffen beruhe. Neuerdings sucht ihr jedoch die sog. physikalische Färbungstheorie den Rang streitig zu machen, nach welcher die Aufnahme des Farbstoffes durch bestimmte Zellteile bloß auf den wechselnden physikalischen Absorptionsbedingungen beruhen soll. Diese letztere Anschauung wird hauptsächlich durch Alfred Fischer[1] vertreten. Uns scheint jedoch, daß beide Theorien nebeneinander zu Recht bestehen können, indem die verschiedene Färbbarkeit der einzelnen morphologischen Zellelemente teils auf chemische teils auf physikalische Ursachen zurückzuführen sein dürfte.

In engem Zusammenhang mit seinen Versuchen über den Einfluß der Fixierungs- und Färbungsmethoden auf die Substanz der lebenden Zelle hat derselbe A. Fischer eine neue Theorie aufgestellt, die er als Polymorphie des Protoplasmas[2] bezeichnet. Nach ihr ist das Protoplasma im allgemeinen zwar zähflüssig, doch treten in ihm auch verschieden gestaltete, körnige oder netzförmige Strukturen auf, welche teils einen längeren Bestand haben, teils nur vorübergehende Erscheinungen sind. Ihrer Natur nach sollen diese mannigfaltigen Zellgerüste Ausfällungen bestimmter Eiweißverbindungen sein, deren Aggregatzustand vom flüssigen bis zum festen

[1] Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.

[2] Ähnliche Ideen finden wir übrigens bereits von Yves Delage ausgesprochen (vgl. dessen Werk La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité 30 et 31).

schwankt. Ferner ist das Protoplasma nach Fischer an der Oberfläche der Zelle häufig homogen, während im Innern Körnchen, einzelne Fäden, netzförmige Gerüste und gelegentlich auch Bütschlis Schaumstrukturen sich finden. Fischer vertritt somit nicht schlechthin die Homogeneität des Protoplasmas, die gegenüber den Tatsachen nicht mehr haltbar ist, sondern er gibt zu, daß die mannigfachen Zellstrukturen, die von den verschiedenen Forschern beobachtet worden sind, wenigstens zum großen Teile nicht Kunstprodukte (d. h. Wirkungen der Fixierungs- und Färbungsmethoden) seien, sondern auch der lebenden Zelle zukommen. Aber er hält diese Strukturen nicht für das Resultat einer chemischen Verschiedenheit der betreffenden Zellteile, sondern nur für den Ausdruck der verschiedenen physikalischen Aggregatzustände, in denen das Protoplasma sich gerade befindet. Selbstverständlich will Fischer hiermit nicht die komplizierte chemische Zusammensetzung der lebenden Substanz leugnen; er stellt nur in Abrede, daß zwischen der chemischen Beschaffenheit und der verschiedenen Färbbarkeit der Zellteile ein notwendiger Zusammenhang bestehe, so daß man aus dem verschiedenen Verhalten derselben gegen Farbstoffe auf ihre chemische Verschiedenheit schließen dürfte. Obwohl Fischers Theorie von der Polymorphie des Protoplasmas vieles Hypothetische enthält, ist sie doch weit mehr auf tatsächlicher Grundlage aufgebaut als die Altmannsche Granularlehre; letztere trägt mehr den Charakter einer phylogenetischen Spekulation als denjenigen einer wissenschaftlichen Theorie. Die Polymorphie des Protoplasmas besitzt dagegen den großen Vorzug, daß sie die verschiedenen Ansichten über den morphologischen Bau der Zelle in ungezwungener Weise miteinander verbindet und eine einheitliche Erklärung für die tatsächliche Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zu bieten vermag.

4. Rückblick auf die geschichtliche Entwicklung der Morphologie der Zelle.

Welches Bild zeigt nun die Morphologie der Zelle nach den neuesten Forschungen? Dies lehrt uns am besten ein vergleichender Rückblick auf den Bau der Zelle in den verschiedenen historischen Entwicklungsstadien der Cytologie. Dieselben lassen sich durch folgendes Schema[1] veranschaulichen (Fig. 2—5).

Fig. 2 ist die Zelle nach Malpighi (1678) und Wolff (1759); sie besteht ihrem Wesen nach bloß aus der Membran, ist also noch ein leeres Bläschen. Fig. 3 zeigt die Schleiden-Schwannsche Zelle (1838—1839); die Membran gehört noch zu ihrem Wesen, aber das Bläschen beginnt sich

[1] Vgl. M. Duval, Précis d'Histologie² (1900) 25 31. Ferner G. Schlater, Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre (Biolog. Zentralblatt XIX [1899] 756).

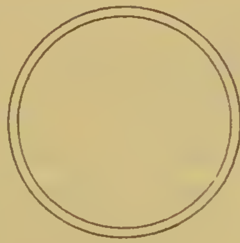

Fig. 2.


Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.

Figurenerklärung s. im Texte.

zu füllen mit einem Zellsaft, in dem als gleichfalls wesentlicher Teil ein Zellkern mit einem Kernkörperchen suspendiert ist. Fig. 4 ist die Zelle nach Leydig (1857) und Max Schultze (1861). Der zähflüssige Zellsaft füllt das ganze Bläschen und umgibt den Kern mit seinem Kernkörperchen, während die Zellmembran als zufälliges Element aus dem Wesen der Zelle verschwindet. Später erkannte man immer deutlicher die feinere Struktur der Zelle, und aus dem Klümpchen homogenen Protoplasmas wurde ein zusammengesetztes Gebilde, aus Zellgerüst und Zellsaft bestehend, während auch der Kern außer dem Kernkörperchen noch ein von Kernsaft durchströmtes achromatisches Kerngerüst und überdies ein verschieden geformtes chromatisches Kerngerüst erhielt. Dieses Stadium der Zellenmorphologie wollen wir mit Schlater als das Reinke-Waldeyersche (1894—1895) bezeichnen. Unsere Fig. 5 stellt dasselbe nach der Carnoyschen Form[1] dar, die in dem Zellgerüst ein Netzwerk und in dem chromatischen Kerngerüst einen knäuelförmig gewundenen Nuklein-Plastinfaden sieht[2]. Diese Auffassung stimmt auch am besten mit unsern eigenen cytologischen Befunden an den riesigen Perikardialzellen[3] von *Termitoxenia mirabilis* überein.

Selbst innerhalb des Kernfadens, der das chromatische Kerngerüst bildet, ist in manchen Fällen noch eine feinere morphologische Differenzierung bemerkbar. Bei dem amerikanischen Salamander *Batrachoseps* sind die Kernfäden deutlich gegliedert und jeder Vorkern[4] enthält nach Gustav Eisen zwölf Hauptteile oder Chromosomen. Jedes dieser Chromosomen zeigt in der Regel wieder eine Gliederung in je sechs Abschnitte oder Chromomere,

---

[1] Carnoys hohe Verdienste um die Entwicklung der Zellenlehre wurden bereits an einer früheren Stelle (S. 36—37) erwähnt.

[2] Vgl. auch E. B. Wilson, The cell [2] 35, wo in Fig. 14 A eine vortreffliche Abbildung eines permanenten Kern-Fadenknänels (nach Balbiani) wiedergegeben ist.

[3] Als solche bezeichnet man eigentümliche, mit den Fettzellen verwandte Zellen, die das „Herz" der Insekten, d. h. ihr muskulöses Rückengefäß (vas dorsale), begleiten.

[4] Als „Vorkerne" bezeichnet man die Kerne der Ei- und Samenzelle unmittelbar vor ihrer Vereinigung im Befruchtungsprozesse. Nähere Erklärungen folgen später im 6. Kapitel.

und jedes Chromomer läßt durchschnittlich wieder den Aufbau aus sechs kleinsten Körnchen, den Chromiolen, erkennen. Im ganzen gibt es hier also etwa 400 unterscheidbare Teilchen in dem chromatischen Kernfaden! Aber auch innerhalb anderer tierischer und pflanzlicher Zellen, welche vor der Zellteilung nur einen knäuelförmigen Chromatinfaden aufweisen, verwandelt sich derselbe bei den Vorgängen der indirekten (mitotischen) Zellteilung in bestimmte Gruppen von schleifenförmigen Chromatinstücken (Chromosomen), und innerhalb des achromatischen Kerngerüstes, das früher kaum sichtbar war, treten nun als Teilungsorgane der Zelle kleine kreisförmige Polkörperchen (Centrosomen) auf, zwischen denen eine achromatische Kernspindel sich ausspannt. Auf diese Erscheinungen werden wir jedoch erst in späteren Abschnitten (Kapitel 5 u. 6) näher einzugehen haben; denn sie gehören nicht mehr zur Morphologie der ruhenden, d. h. nicht in Teilung begriffenen Zelle.

Die Zelle ist also weit davon entfernt, ein einfaches Gebilde zu sein, sie ist vielmehr aus mannigfaltig verschiedenen Teilen zusammengesetzt, denen auch verschiedene Funktionen im Zellenleben zukommen müssen. Nachdem wir in den folgenden Abhandlungen noch die hauptsächlichen Lebenstätigkeiten der Zelle und die Beteiligung ihrer morphologisch verschiedenen Elemente an diesen Funktionen näher untersucht haben werden, können wir dann an die Beantwortung der Frage herantreten, ob die Zelle die niederste Lebenseinheit bilde oder ob sie nur ein Aggregat aus einfacheren Elementareinheiten darstelle. Daraus wird sich dann ganz von selber ergeben, was wir von der berühmten Urzeugung der organischen Wesen vom naturwissenschaftlichen Standpunkt aus zu halten haben.

Viertes Kapitel.

Ein Blick in das Zellenleben.

1. Der lebende Organismus als Zelle oder Zellenstaat 55. Arbeitsteilung im Zellenstaate 56. Die Lebensvorgänge als Bewegungsprozesse und ihr materieller Zweck 58.

2. Die Strömungen des lebenden Protoplasmas. Die Bewegungserscheinungen der Amöben und anderer Wurzelfüßer 59. Leben und Treiben der weißen Blutkörperchen (Leukocyten) 60.

3. Äußere und innere Zellprodukte 61. Geißeln und Wimpern als äußere Bewegungsorgane der Zellen 62. Innere Zellprodukte. Verschiedene biochemische Industriezweige. Biologische Bedeutung des Fettes und des Hämoglobins 63.

4. Die führende Rolle des Zellkerns in den Lebenstätigkeiten der Zelle 65. Vivisektorische Versuche an einzelligen Tieren und Pflanzen 66. Der Kern als Zentralstation für die Lebensvorgänge in der Zelle 69.

1. Der lebende Organismus als Zelle oder Zellenstaat.

Die Zellen sind die Bausteine, aus denen die ganze große Organismenwelt sich aufbaut. Auch für sie gilt daher das Gebot des Schöpfers: „Wachset und mehret euch"; denn ohne Wachstum und Vermehrung der Zellen ist kein organisches Leben denkbar. Alle lebendigen Erdenwesen sind entweder einzellig oder mehrzellig; sind sie einzellig, so können sie sich nicht vermehren, ohne daß aus einer Zelle mehrere werden; sind sie mehrzellig, so können sie nicht wachsen und noch weniger sich vermehren ohne ein Wachstum und eine Vermehrung der Zellen, aus denen ihre Organe und Gewebe bestehen. Im vorhergehenden Kapitel haben wir den Bau der ruhenden Zelle geschildert, wie er sich nach den neuesten mikroskopischen Forschungen uns darstellt; jetzt wenden wir unsern Blick zu der in lebendiger Bewegung begriffenen Zelle.

In den einzelligen Tieren und Pflanzen ist das winzige, mit einem Kerne versehene Protoplasmaklümpchen das Universalorgan für alle Lebensverrichtungen; es ist, wenn man Kleines mit Großem vergleichen darf, ein „Mädchen für alles" im Haushalte des Lebens. Ernährung und Vermehrung ebenso wie willkürliche Bewegung und Empfindung, soweit letztere bei den einzelligen Wesen sich zeigen, werden alle von einem und demselben Atome lebender Substanz besorgt. Allerdings herrscht auch hier trotz der

Kleinheit des Subjektes eine gewisse Analogie mit dem, was wir bei den höheren Wesen „Organisation" nennen; denn die morphologisch verschiedenen Teile der Zelle haben, wie wir unten näher zeigen werden, auch verschiedene Lebensaufgaben zu erfüllen. Organe im eigentlichen Sinne kann man die Teile der Zelle trotzdem nicht nennen, sondern höchstens mit vielen neueren Autoren Organellen, wenigstens bei den vielzelligen Organismen, den sog. Metazoen. Bei diesen verstehen wir nämlich unter „Organen" die aus bestimmten Geweben bestehenden Teile eines Individuums, die als nächste Werkzeuge für die Lebenstätigkeiten desselben dienen. Da nun aber die Gewebe ihrerseits wiederum aus Zellen bestehen, welche somit nur die letzten histologischen Bestandteile der Organe sind, wäre es logisch unzutreffend, die kleinsten Teile der Zelle selber wiederum als „Organe" zu bezeichnen. Man hat sich in neuester Zeit allzusehr daran gewöhnt, von dem Lebensverbande zu abstrahieren, der die Zellen untereinander zu Geweben, und die Gewebe zu Organen eines Individuums vereint. Daher kam es, daß man die Zelle auch in den höheren Tieren und Pflanzen gleichsam als ein in sich selbständiges Wesen, als ein „Individuum niederer Ordnung" betrachtete. Diese Auffassung ist jedoch tatsächlich unzutreffend, und daher ist es auch ebenso unzutreffend, wenn man die kleinsten morphologisch und physiologisch verschiedenen Elemente, aus denen die Zelle sich aufbaut, schlechthin mit dem Namen „Organe" belegt; denn sie sind bloß Organe im uneigentlichen, metaphorischen Sinne.

Nur in den einzelligen Wesen entspricht jene theoretische Anschauung den Tatsachen, indem hier die Bestandteile der Zelle wirklich die nächsten Instrumente für die Lebensverrichtungen des Individuums und daher den Organen der vielzelligen Wesen gleichwertig sind. Deshalb bilden auch die einzelligen Organismen die unterste Sprosse an der hohen Stufenleiter der organischen Vollkommenheit. Je weiter wir an derselben hinaufsteigen, desto mehr differenzieren sich die einzelnen Teile des Organismus zur Übernahme verschiedener Lebensverrichtungen, desto höher wird die Vollkommenheit der Organisation. Ein Wirbeltier, ja sogar schon ein kleines Insekt, ist einem wohleingerichteten und wohlregierten Zellenstaate vergleichbar, dessen Bürger und Beamte Tausende und aber Tausende von Zellen sind[1]. Demokraten sind sie alle, weil keine von ihnen ihrem Ursprunge nach höher steht als die andere; die Nervenzelle des Gehirns, die das umsichtige Staatsoberhaupt repräsentiert, ist nicht mehr und nicht weniger Zelle als die Drüsenzelle des Magens oder die Epithelzelle der

[1] Man möge nicht vergessen, daß es sich hier um eine bildliche Ausdrucksweise handelt. In Wirklichkeit sind die Zellen eines vielzelligen Wesens, wie bereits oben bemerkt wurde, keine „Individuen", weil sie keine in sich abgeschlossene Einheiten bilden, wie die einzelligen Organismen es sind.

Haut. Aber trotz ihrer echt demokratischen Anlage sind die Mitglieder des Zellenstaates doch keineswegs Anarchisten; es herrscht vielmehr zwischen ihnen die vollkommenste Harmonie, die auf der gesetzmäßig geordneten Arbeitsteilung der einzelnen Organe, Gewebe und Zellen beruht. Das Ernährungs- und Verdauungssystem, das System des Blutumlaufs, das Atmungssystem, das Fortpflanzungssystem, das System der Bewegungsorgane, das Nervensystem und das System der äußeren Sinnesorgane, das sind die verschiedenen Verwaltungsbezirke, in die der große Zellenstaat eingeteilt ist. Diese Organbezirke sind ihrerseits wieder aus verschiedenen Klassen von untergeordneten Geweben zusammengesetzt, und jedes Gewebe besteht wieder aus einer mehr oder minder zahlreichen Verbindung von Zellen, die in den verschiedenen Geweben eigenartig verschieden sind. Und alle diese Tausende und Millionen von Bürgern des Zellenstaates, den wir Organismus nennen, gehen immer und immer wieder aus einer einzigen Wiege hervor, trotz ihrer ungeheuern Zahl und ihrer nicht geringeren Mannigfaltigkeit; denn sie entstammen sämtlich einer durch den Spermakern befruchteten Eizelle, von der die individuelle Entwicklung eines jeden höheren Organismus ihren Ausgang nimmt, indem aus der fortgesetzten Teilung des ersten Furchungskerns die Differenzierung des lebenden Wesens in verschiedene Zellen, Gewebe und Organe stetig fortschreitet, bis der Organismus die Höhe seiner vollkommenen Entwicklung erreicht hat und der Kreislauf des Lebens durch die Fortpflanzung von neuem beginnt. Aber auch die Träger der organischen Schöpfungsmacht, die Ei- und Samenzellen, haben ihrem Ursprunge nach nichts voraus vor den übrigen Schwesterzellen; auch sie differenzieren sich im Laufe der embryonalen Entwicklung aus ganz gewöhnlichen Zellen[1], in welche der Furchungskern des Eies bei der Bildung der Keimhaut des Embryos ursprünglich sich geteilt hatte. So herrscht bezüglich aller Zellen des Organismus völlige „Gleichheit vor dem Gesetze", aber eine Gleichheit, die nicht starren Tod bedeutet, sondern reges Leben, indem aus den anfangs gleichartigen Zellen durch die geheimnisvollen Gesetze der organischen Entwicklung die ganze, wunderbar einheitliche Mannigfaltigkeit der Zellverbände des Lebewesens sich aufbaut.

Das ist also in kurzen Zügen das Zellenleben des vielzelligen Organismus, auf das wir hier nicht weiter eingehen können. Diese Schilderung genügt bereits zum Beweise, daß die Zelle in der Tat die niederste Einheit des organischen Lebens in den mehrzelligen Tieren und Pflanzen genannt werden muß. Wir wollen nur noch jene Lebensvorgänge

[1] Siehe indessen auf die im 6. Kapitel besprochenen neueren Entdeckungen über die sehr frühe Differenzierung oder sogar bereits ursprüngliche Scheidung der Keimzellen von den Körperzellen.

näher betrachten, welche den Zellen als solchen zukommen, sei es nun, daß sie zu Geweben höherer Ordnung verbunden sind oder als einzellige Wesen ein selbständiges Dasein führen. Dadurch wird es uns gelingen, in die Natur der Zelle, dieses Wunderwerkes der Schöpfung, etwas tiefer einzudringen.

Das Leben ist, physiologisch betrachtet[1], im großen wie im kleinen ein ununterbrochener Bewegungsprozeß, dessen einzelne Phasen alle auf die Erhaltung des Individuums und der Art hingerichtet sind. Die inneren Bewegungen, die eigentlich wesentlichen Prozesse des vegetativen Lebens, bezwecken die Assimilation neuer Substanz und dadurch das Wachstum des Individuums. Diesen Assimilationsvorgängen, welche durch die Ernährung und durch die Atmung gespeist werden, gehen jedoch auch Dissimilationserscheinungen[2] notwendig zur Seite, dem Aufbauen des Neuen ein Niederreißen des Alten, der Aufnahme neuer Nährstoffe und ihrer Umwandlung in lebendige Substanz ein Hinausschaffen der verbrauchten. Aus dem auf Assimilation beruhenden Wachstum folgt von selber die Vermehrung; hat die Zelle eine bestimmte Maximalgröße erreicht, so teilt sie sich und bildet dadurch neue Zellen. Bleiben diese in einem Gewebsverbande vereint, so dient die Zellteilung dem Wachstum des Individuums; lösen sie sich dagegen vom elterlichen Organismus ab, um neue, selbständige Individuen zu bilden, so wird die Zellteilung zum Fortpflanzungsprozeß und dient der Erhaltung der Art. Diesen inneren Bewegungsvorgängen der lebenden Substanz reihen sich auch äußere an, welche auf der Reizbarkeit des Protoplasmas für bestimmte Einflüsse der Außenwelt beruhen; der Zweck dieser letzteren Bewegungen ist, das erforderliche Material für die inneren Lebensprozesse herbeizuschaffen, sei es zum Wachstum des Individuums durch Nahrungsaufnahme, sei es zur Vereinigung verschiedener Individuen im Dienste der Arterhaltung; endlich bezwecken die äußeren Bewegungen auch noch den Schutz des Organismus gegen feindliche Einwirkungen. So stehen alle die äußeren Bewegungsvorgänge im Solde der inneren, selbst dann, wenn sie als willkürliche Bewegungen dem sensitiven Leben und daher einer höheren Seinsstufe angehören als die vegetativen Prozesse; denn auch das ganze Sinnesleben der Tiere hat seinen Zweck in der Erhaltung des Individuums und der Art: es steht in einem sklavischen Dienstverhältnis zur

[1] Nähere Ausführungen über die Physiologie der Lebensvorgänge, über den Stoffwechsel und Energiewechsel der Zelle und über die Vorgänge der Dissimilation und Assimilation siehe bei Bunge, Physiologische Chemie, und bei J. Reinke Einleitung in die theoretische Biologie, Kap. 26—29.

[2] Dissimilation ist eine von Hering eingeführte euphonische Verkürzung für „Des-Assimilation“, ein Wort, das im Deutschen zu schwerfällig klingt und daher jetzt meist durch ersteres ersetzt wird.

lebenden Materie, es geht ganz auf in einem materiellen Zwecke und vermag sich über denselben nicht zu erheben wie das geistige Leben des Menschen.

2. Die Strömungen des lebenden Protoplasmas.

Diese allgemeineren Vorbemerkungen werden uns das philosophische Verständnis der folgenden Erscheinungen ermöglichen, auf die wir jetzt etwas näher eingehen wollen.

Das Protoplasma der lebenden Zelle ist in einer andauernden Strömung begriffen, welche bestimmte Bahnen im Innern der Zelle verfolgt; die Strömungsrichtungen scheinen durch das Gerüst des Zellenleibes (das Spongioplasma) vorgezeichnet. Schon an der Grenze des 18. und 19. Jahrhunderts hatten Corti und Treviranus beobachtet, daß die Chlorophyllkügelchen, welche die grüne Farbe der Pflanze bedingen, nicht selten lebhaft im Zellinnern umherströmen; sodann fand später Mohl (1848), daß diese Körnchenströmung keine aktive sei, sondern eine durch die Kontraktilität des Protoplasmas bestimmte, passive. Aber auch das Protoplasma selber zeigt namentlich bei vielen niedern Tieren aktive Bewegungserscheinungen. Wir müssen daher zweierlei Bewegungsformen hier unterscheiden: eine aktive Bewegung des Protoplasmagerüstes, das sich namentlich in äußeren Gestaltveränderungen äußert, und eine mehr passive Körnchenströmung im Zellsafte, welche eine Folge der Zusammenziehung und Ausdehnung des Protoplasmagerüstes ist. Selbstverständlich lassen sich diese Bewegungsvorgänge nicht stets und nicht überall mit derselben Klarheit an den lebenden Zellen verfolgen. Schön sieht man jene Bewegungsarten bei manchen kleinen einzelligen Tieren ohne feste Leibeswand, den Amöben, z. B. bei *Amoeba proteus*, noch schöner jedoch bei andern, zu derselben Klasse der Wurzelfüßer (Rhizopoden) gehörigen Tieren, welche eine dünne Schale besitzen, durch deren Mündungen die sog. Scheinfüße oder Pseudopodien[1] beweglich vortreten, z. B. bei *Gromia oviformis*. Der Körper der Amöben ist fortwährenden Gestaltveränderungen unterworfen, weshalb sie eben Amöben oder „Wechseltierchen" heißen; er kann nämlich nach allen Seiten protoplasmatische Fortsätze seiner Leibessubstanz aussenden und wieder einziehen. Ausgestreckt werden die Pseudopodien zur Nahrungsaufnahme und zur Ortsbewegung; eingezogen werden sie, wenn irgend eine Gefahr droht. Füttert man nun die Scheinfüße einer Amöbe mit sehr feinen Körnchen von Karmin, so werden diese sofort von dem Protoplasma der Scheinfüßchen umflossen, in dasselbe aufgenommen, beteiligen sich dann an den inneren Strömungen des Protoplasmas und machen dieselben unter dem Mikroskope klar sichtbar.

[1] Innerhalb der Scheinfüßchen selber ist bei den eigentlichen Amöben keine Strömungsbewegung wahrzunehmen, wohl aber bei den übrigen Rhizopoden.

Bei den Amöben gibt es keine scharfe Grenze zwischen inneren und äußeren Lebensbewegungen; denn beide sind nichts anderes als dieselben Strömungen ein und desselben Protoplasmas. Haben die Scheinfüße irgend ein eßbares Objekt gefunden, so umschließen sie es und machen es gleichsam zum Mittelpunkt eines protoplasmatischen Wirbelstromes, indem sich der ganze Körper der Amöbe rings um die Beute zusammenzieht. Dasselbe Protoplasma, welches die Nahrungssuche und den Nahrungsfang vermittelte, geht nun zur Nahrungsaufnahme über und verdaut alles, was an dem Opfer verdaulich ist, um dessen Hülle dann wieder durch Lösung der Protoplasmaschlingen auszustoßen. Noch lebhaftere Strömungsbewegungen als bei den Amöben kann man, wie schon oben bemerkt wurde, an den Pseudopodien mancher anderer Wurzelfüßer wahrnehmen, welche ein festes Kalk- oder Kieselskelett (Foraminiferen bzw. Radiolarien) besitzen, durch dessen Öffnungen sie ihre langen Scheinfüßchen bei der Ortsbewegung und der Nahrungssuche hervorstrecken.

Die amöboiden Bewegungen ebenso wie die Körnchenströmung können durch mechanische, chemische und thermische Reize hervorgerufen, zum Stillstand gebracht oder abgeändert werden, und eben hierin liegt der Hauptbeweis für die Reizbarkeit des lebenden Protoplasmas.

Ähnlich wie die Amöben und ihre Verwandten in den Gewässern der freien Natur, verhalten sich gewisse „freizügige“ Zellen im Innern des Organismus vielzelliger Tiere, insbesondere die sog. weißen Blutkörperchen oder Leukocyten. Auch sie besitzen amöboide Fortsätze, durch die sie sich fortbewegen und sämtliche Körpergewebe durchwandern können; um durch eine enge Zellspalte durchzukommen, wird erst ein Scheinfuß in die Lücke eingesenkt, dann folgt der ganze Zelleib allmählich nach. Cohnheim, der die Wanderung der Leukocyten durch die Gewebe des Körpers entdeckte, benannte sie mit dem schönen Namen Diapedese (Durchfüßung). Diese Wanderzellen besitzen einen fast unersättlichen Appetit; wie die reisenden Handwerksburschen sind sie immer hungrig und durstig, überfallen andere Zellen sowie in den Körper eingedrungene Fremdkörper, die ihnen auf ihrer Wanderschaft begegnen, umgeben sie von allen Seiten und fressen sie auf; daher haben sie sich auch den Namen „Freßzellen“ (Phagocyten) verdient. Durch ihre Gefräßigkeit werden die Wanderzellen von hoher physiologischer Bedeutung für das Gesamtleben des Organismus. Die weißen Blutkörperchen suchen die alten, zur Sauerstoffaufnahme unbrauchbar gewordenen Exemplare der roten Blutkörperchen auf, packen sie und führen sie mit sich ab, um diese unnützen Glieder der Zellengesellschaft zu verzehren und dann die gewonnenen Nahrungsstoffe an andere werktätige Bildungselemente im Körper abzugeben. Dadurch werden die Leukocyten zu den Wächtern der öffentlichen Ordnung in dem „Organismus“ genannten Zellenstaate. Indem sie

zugleich als berittene Gendarmeriepatrouillen alle Gewebe durchstreifen, säubern sie dieselben von eingedrungenen feindlichen Bazillen und andern böswilligen Übeltätern. Stoßen sie auf ein staatsgefährliches Subjekt, so nehmen sie es einfach in ihre Mitte und fressen es auf; ist es jedoch völlig ungenießbar, beispielsweise ein Kohlenstäubchen, so legen sie es in Fesseln und schieben es über die Grenze ab. Die Leukocyten sind daher die wahre Sanitätspolizei im Organismus des Menschen und der höheren Tiere. Manche Autoren schreiben ihrer Tätigkeit auch die Aufnahme des in den Darmdrüsen absorbierten Nahrungsstoffes zu sowie die weitere Verbreitung der nährenden Lymphe durch den ganzen Körper[1]; als wandernde Lymphzellen werden sie dadurch zu reisenden Ammen für die übrigen Zellen und Gewebe. Anderseits kann jedoch bei gewissen Krankheitszuständen des Organismus die Vermehrung der Leukocyten eine derartig massenhafte werden, daß sie sich in eine Geißel für den Zellenstaat verwandeln. Sie fallen dann auch über solche Zellen her, die sie in Frieden lassen sollten, erregen dadurch eine Zellenrevolution, die in Entzündung und Eiterung der Gewebe sich kundgibt und führen schließlich den ganzen Organismus seiner Auflösung entgegen. Dadurch haben die Leukocyten neben ihren hohen physiologischen Verdiensten auch eine traurige Berühmtheit in der Cellularpathologie sich erworben.

Ein harmloses Seitenstück zu den pathologischen Leistungen der Leukocyten im Körper des Menschen und der höheren Tiere finden wir bei den Phagocyten jener Insekten, die eine vollkommene Metamorphose besitzen. Hier fällt ihnen die angenehme Aufgabe zu, während des Puppenstadiums die alten Gewebe des Larvenkörpers zu verzehren, um dann das aufgespeicherte Nährmaterial zur Bildung der neuen Gewebe der Imago an andere Zellen weiterzugeben.

Auch in solchen Zellen, deren Protoplasma bereits eine Membran um sich herum ausgeschieden hat, so daß es keine Scheinfüßchen mehr aussenden kann, treten Strömungsbewegungen auf; nur sind sie hier eben auf das Innere der Zelle beschränkt. Diese Bewegung des Protoplasmas ist den Botanikern bei den Pflanzenzellen schon lange bekannt und oftmals eingehend beschrieben worden, beispielsweise in den Zellen des Blattes der Wasserpest *(Elodea canadensis)*, in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* usw.

3. Äußere und innere Zellprodukte.

Wie die Zelle durch innere Tätigkeit des Protoplasmas eine solide Membran als Zellhülle bilden kann, so kann sie auch aus der Oberfläche der letzteren bewegliche Anhänge in Gestalt von langen Geißeln oder Wimpern

[1] Vgl. M. Duval, Précis d'Histologie² (1900) 42.

hervorsprossen lassen, um die Bewegungen der Zelle im umgebenden Medium zu vermitteln; so entstehen die Geißelzellen und die Wimperzellen. Erstere haben nur einen oder wenige, dafür aber um so längere und kräftigere Fortsätze, während die Bewegungsorgane der letzteren aus Reihen viel feinerer, aber um so zahlreicherer Härchen bestehen. Unter den Infusorien („Aufgußtierchen") findet sich eine eigene Klasse von einzelligen Geißeltierchen, welche daher den Namen Flagellaten oder Geißelinfusorien erhielt, während eine andere Klasse aus demselben Tierkreis der Protozoen sich Ciliaten oder Wimperinfusorien nennt, weil ihre Zellwand mit Wimpern besetzt ist, die ihnen zur Fortbewegung in der sie umgebenden Wasserwüste dienen. Zugleich erweisen sich diese Wimpern auch von wesentlicher Bedeutung für die Nahrungsaufnahme ihrer einzelligen Besitzer, die trotz ihrer Einzelligkeit und ihrer mikroskopischen Kleinheit gefräßige Räuber sind. Der die Mundöffnung umgebende Wimperkranz der Infusorien erregt nämlich durch rhythmische Bewegungen einen Strudel im Wasser, dessen Mittelpunkt der Rachen des kleinen Ungetüms ist. Gerät nun eine winzige Diatomee oder Alge in diesen Wasserwirbel, so ist es um sie geschehen; sie wird unaufhaltsam in die Scylla hineingetrieben und verschwindet in ihr auf Nimmerwiedersehen; nur die unverdaulichen Reste des Opfers werden später wieder ausgestoßen.

Geißelzellen und Wimperzellen finden sich aber auch als Bürger im Zellenstaate vielzelliger Tiere. Die Spermatozoen sind ihrem Wesen nach einfache Geißelzellen, deren Kern den Kopf und deren in einen langen Faden umgewandelter Protoplasmaleib das Mittelstück und den Schwanz des Spermatozoon darstellt. Wimperzellen begegnen uns hauptsächlich in den Atmungs- und Verdauungswegen vieler Tiere. Die Wimpern dienen hier jedoch nicht zur Bewegung der Zelle, an deren Wand sie aufsitzen, sondern zur Bewegung des Mediums, das jene Wege passiert. Die Wimperbekleidung der Luftröhre treibt kleine Fremdkörper, die in die Atmungsöffnungen eingedrungen sind, wiederum hinaus, während das Wimperkleid der Speiseröhre die durch den Mund aufgenommene Nahrungsflüssigkeit talwärts in Bewegung setzt und sie in stetigem Strome den Verdauungsorganen zuführt. Auch innerhalb des eigentlichen Verdauungskanales selber sind Wimperzellen bei manchen höheren und niedern Tieren vorhanden. Sehr schön zeigten sie sich uns beispielsweise bei 1500facher Vergrößerung[1] in den Querschnitten des Mitteldarms von *Termitoxenia Braunsi*.

Die Zellmembran, sei sie nun von derselben Natur wie das Protoplasma, was bei den meisten tierischen Zellmembranen der Fall ist, oder

[1] Mikroskop Zeiß, Apochromat. Objektiv f. homogen. Immersion, 2,0 mm, und Kompensationsokular Nr 12.

sei sie ein chemisches Produkt des Protoplasmas wie die aus Cellulose bestehenden Zellwände der Pflanzen[1] oder die Gehäuse mancher niederer Tiere (z. B. der Foraminiferen) oder Pflanzen (z. B. der Diatomeen), welche durch Aufnahme von Kieselsäure oder von kohlensaurem Kalk gehärtet werden, ferner auch die elastischen Verbindungsbrücken der Zellen untereinander sowie die Wimpern oder die Geißeln, die auf der Zellmembran sich erheben, sie sind alle sog. äußere (exoplasmische) Produkte der Zelle, welche durch die innere Tätigkeit des Protoplasmas nach außen abgeschieden werden. Aber es gibt auch innere (endoplasmische) Zellprodukte, die sich von jenen dadurch unterscheiden, daß sie im Innern der Zelle eingeschlossen sind. Namentlich im Pflanzenreiche finden wir die endoplasmischen Produkte der Zellentätigkeit weit verbreitet. In dem chemischen Laboratorium der lebenden Pflanzenzelle werden die Stärkemehlkörner bereitet, denen die Welt ihren gesamten Gehalt an Zucker, wenigstens an Naturzucker, verdankt. Ebenso bildet auch das pflanzliche Protoplasma unter dem Einfluß des Lichtes den Farbstoff des Blattgrüns (Chlorophylls)[2], der das Antlitz der Erde mit frischem Grün bekleidet. Auch die pflanzlichen wie die tierischen Fette sind ein Produkt der inneren Lebenstätigkeit der Zelle und werden in ihren Hohlräumen wie in Magazinen aufgespeichert. Im Tierreiche hat dieser biochemische Industriezweig eine besonders große Bedeutung erlangt, indem eine eigene Klasse von fettbereitenden Zellen, die sog. Fettzellen, oft umfangreiche Gewebe bilden. In ihren Vakuolen (Hohlräumen) sammeln sich kleine Fetttröpfchen an, die immer größer werden, bis schließlich die ganze Zelle nur noch wie eine riesige Fettkugel aussieht, die von einer Membran umhüllt ist; durch Endosmose vermögen dann die nicht zu den fetten Kapitalisten gehörigen Nachbarzellen von diesen Vorräten zu zehren. Das Protoplasmaprodukt, welches wir Fett nennen, liefert nämlich ein wichtiges Nährmaterial für den tierischen Organismus; früher hielt man es auch für das Heizmaterial des mit der Atmung verbundenen Verbrennungsprozesses. Bei den Insekten steht das Fett überdies in inniger Beziehung zur Blutbereitung, weshalb man dort das Fettgewebe oft einfachhin als Blutbildungsgewebe bezeichnet. Auch hierfür fanden wir bei unsern mikroskopischen Studien über die Gäste der Ameisen und Termiten mannigfache Belege, insbesondere bei den physogastren Termitengästen, die sich eines außerordentlich großen

[1] Die junge Membran der Pflanzenzelle besteht immer aus Cellulose; später verkorken oder verholzen die Zellwände in vielen Fällen.

[2] Die Körner, welche die Träger dieses Farbstoffes sind, entstehen in der Pflanzenzelle auch ohne den Einfluß des Lichtes. Der grüne Farbstoff, der auch extrahiert werden kann, bildet sich meist nur bei Zutritt des Lichtes; die ganze Abteilung der Nadelhölzer liefert jedoch auch bei völligem Lichtabschluß grüne, chlorophyllhaltige Keimlinge.

Fettreichtums erfreuen. In den Larven des termitophilen Laufkäfers *Orthogonius Schaumi* aus Ceylon sieht man die äußersten Lappen des mächtigen Fettgewebes dort, wo sie an die hypodermalen Blutmassen grenzen, nicht selten gleichsam in Auflösung begriffen und fast unmerklich in die winzig kleinen Körnchen des Insektenblutes übergehen. Ähnliche Erscheinungen begegneten uns auch bei andern echten Termitengästen, die durch ihren Reichtum an Fettgewebe eine beträchtliche Dickleibigkeit (Physogastrie) erreichen; so beispielsweise bei dem termitophilen Kurzflügler *Xenogaster inflata* aus Brasilien, auf dessen Schnittserien wir dieselben Übergänge zwischen Fettgewebe und Blutgewebe fanden. Die Ameisen und die Termiten scheinen diese Vorzüge des Fettgewebes ihrer Gesellschafter nicht gering anzuschlagen, sondern dem Grundsatze zu huldigen: Omne pingue bonum: denn alle ihre echten Gäste (Symphilen) aus der Ordnung der Käfer besitzen ein sehr stark entwickeltes Fettgewebe; dieses Gewebe ist es hauptsächlich, das direkt oder indirekt die für den naschhaften Gaumen der Wirtstiere so anziehenden flüchtigen Exsudate liefert, wegen welcher sie ihre Gäste so eifrig belecken[1].

Es wären hier noch eine Reihe anderer innerer Zellprodukte zu erwähnen, welche teils bei tierischen teils bei pflanzlichen Zellen vorkommen und in Form von ätherischen Ölen, von Farbstoffen, von Nektar, von Kautschuk und Gummi, Harz, Gerbsäure, Giftstoffen, Verdauungsfermenten usw. den mannigfaltigsten und interessantesten biologischen Zwecken dienen.

Zu den inneren Zellprodukten zählt auch das Hämoglobin der roten Blutkörperchen bei den Wirbeltieren. Letzteres, der rote Blutfarbstoff, ist der eigentliche Träger des belebenden Sauerstoffs, den wir einatmen. Durch die Lunge werden die Sauerstoffmolekeln in das Blut eingeführt und reiten auf den roten Blutkörperchen durch das ganze Gebiet des arteriellen Kreislaufes durch die feinsten Kapillargefäße bis zu den einzelnen Zellen der Körpergewebe, wo sie die vorhandenen organischen Verbindungen oxydieren, indem sie ihren Sauerstoff an dieselben abgeben. Die freie Kohlensäure, das hauptsächliche Verbrennungsprodukt des Lebensprozesses, muß nun wieder auf demselben Wege aus dem Körper hinausgeschafft werden; die roten Blutkörperchen treten nunmehr mit ihrer kohlensauren Begleitung die Rückreise an von den Kapillargefäßen durch das ganze Gebiet des venösen Kreislaufes bis zurück in die Lunge, wo die Kohlensäure durch die Ausatmung an die Luft gesetzt wird, und beim nächsten Atemzug alsbald neuer Sauerstoff den Rücken der roten Blutkörperchen besteigt, um seinen Lebensritt durch

---

[1] Vgl. hierüber „Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisengästen und Termitengästen" (Biolog. Zentralblatt XXIII [1903], Nr 2 5 6 7 u. 8, S. 68).

den Körper abermals zu beginnen. Die verschiedene Färbung des arteriellen und des venösen Blutes beruht darauf, daß das Hämoglobin der roten Blutkörperchen mit dem Sauerstoff eine lose chemische Verbindung eingeht und zu dem hellroten Oxyhämoglobin wird, während dieselben Blutkörperchen nach Abgabe ihres Sauerstoffes an die Körperzellen wieder ihre frühere dunkelblaurote Hämoglobinfärbung annehmen.

4. Die führende Rolle des Zellkerns in den Lebenstätigkeiten der Zelle.

Wir haben jetzt die Ernährungs-, Wachstums- und Bewegungsprozesse der Zelle an einigen charakteristischen Beispielen kennen gelernt. Bevor wir zu einer neuen wichtigen Klasse von Erscheinungen des Zellenlebens, zu den Vermehrungsvorgängen durch Zellteilung, übergehen, müssen wir noch untersuchen, welche Aufgabe dem Zellkern in den bereits geschilderten Lebensäußerungen der Zelle zukommt. Wir müssen die Frage beantworten, ob die Ernährung und das Wachstum der Zelle und die Bildung ihrer inneren und äußeren Protoplasmaprodukte bloß auf Rechnung des Zellleibes zu setzen sind oder ob auch der Kern an ihnen als wesentliches Element teilnimmt.

„Lange Zeit", so sagt R. Hertwig[1], „war die funktionelle Bedeutung des Kerns in der Zelle in völliges Dunkel gehüllt, so daß man schon anfing, ihn als ein im Vergleich zum Protoplasma nebensächliches Ding zu behandeln." In der Tat könnte man bei oberflächlicher Betrachtung der obenerwähnten Erscheinungen leicht geneigt sein, eine Beteiligung des Kerns an denselben in Abrede zu stellen. Wenn beispielsweise eine kleine Amöbe ihre noch kleinere Beute mit den Scheinfüßen umfließt und verschlingt, so sieht man wohl eine Reihe von Bewegungsvorgängen an und in dem zähflüssigen Protoplasmaleibe sich vollziehen, aber an dem Zellkerne des minimalen Raubtieres kann man keine Veränderung bemerken. Wenn ferner eine Pflanzenzelle einen bestimmten Teil ihrer umhüllenden Membran durch Ablagerung von Celluloseschichten zu verdicken strebt, so nimmt man allerdings wahr, daß der Kern seine frühere Stellung in der Mitte der Zelle verläßt und ganz nahe an jenes Gebiet der Peripherie heranrückt, wo die erhöhte Ausscheidungstätigkeit des Protoplasmas stattfindet, um dann nach Beendigung derselben wieder in die Mitte der Zelle zurückzuwandern. Ebenso rücken die Kerne gewisser einzelliger Pflanzenhaare, solange die Bildung des Zellfortsatzes aktiv andauert, bis unmittelbar unter denselben heran und gehen erst später, wenn jener Wachstumsprozeß abgeschlossen ist, an ihren alten Platz heim. Auch bei den in Furchung begriffenen Eiern

---

[1] Lehrbuch der Zoologie[6] 55.

von Fadenwürmern *(Rhabdonema nigrovenosum)* hat man beobachtet, daß die Kerne soeben durch Teilung entstandener Zellen sich gegen die Zelloberfläche hin bewegten, wo die neue Membran sich bilden sollte, und dort eine Zeitlang verweilten, um erst nach Vollendung dieses Vorganges in das Innere der Zelle zurückzukehren[1]. Aber man könnte diese und ähnliche Erscheinungen auch daraus erklären, daß der Zellkern durch die lebhafte Strömung des Protoplasmas der Zelle nach einem bestimmten Punkte der Zellwand einfach mitgerissen wird und seine frühere Stellung aus rein äußeren Ursachen verändert. Eine innere Bedeutung des Zellkerns für die Leitung jener Wachstumstätigkeiten des Protoplasmas läßt sich aus ihnen wenigstens nicht zuverlässig beweisen.

Und doch ist eine solche Bedeutung in hervorragendem Maße vorhanden. Was die unmittelbare Beobachtung nicht fand, das wurde durch das Experiment klargelegt. Gruber, Nußbaum, B. Hofer, Verworn, Balbiani, Lillie und andere Forscher nahmen zur Merotomie ihre Zuflucht, indem sie einzellige Wesen in mehrere Teile zerschnitten. Die Ergebnisse dieser Vivisektionsversuche sind äußerst lehrreich[2]. Schneidet man eine Amöbe in mehrere Stücke, so fährt jenes Stück, welches so glücklich ist, den Zellkern zu umschließen, mit seinen früheren Lebenstätigkeiten unentwegt fort; es fährt fort, sich zu bewegen und zu ernähren und ersetzt dadurch bald den erlittenen Verlust an lebender Substanz, indem es wieder zur früheren Normalgröße des ganzen Tieres heranwächst. Dagegen hören an jenen Teilstücken, die keinen Kern enthalten, bald alle Bewegungen auf; nach einiger Zeit beginnt das Protoplasmanetz ihrer Leibessubstanz sich aufzulösen, bis nichts mehr von ihnen übrig ist. Ebenso unfähig wie zur willkürlichen Bewegung zeigt sich ein kernloses Amöbenstück auch zur Ernährung; es vermag nicht mehr sich zusammenzukugeln, die in der Nachbarschaft befindlichen Nahrungsobjekte zu umfassen und in seinen Leib aufzunehmen. Hat an einem frisch abgetrennten Stücke eine solche Ernährungsbewegung bereits vor der Abtrennung begonnen, so steht sie bald still und weicht der Starre des Todes. Bei jenen einzelligen Wurzelfüßern, die eine Kalkschale um sich her abzusondern pflegen, wird dieser mit der Membranbildung verwandte Prozeß durch den Verlust des Kerns unmöglich gemacht; nur die kernhaltigen Teilstücke vermögen an der Wundfläche eine Kalkschale abzuscheiden. In ähnlicher Weise hat auch der Botaniker Klebs[3] festgestellt,

---

[1] Vgl. L. Rhumbler, Über ein eigentümliches periodisches Aufsteigen des Kerns an die Zelloberfläche innerhalb der Blastomeren gewisser Nematoden (Anatomischer Anzeiger XIX [1901] 60—88).

[2] Vgl. über dieselben auch Wilson, The cell[2] 342 ff.

[3] Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen 1888, II 552.

daß bloß die kernhaltigen Stücke einer zerschnittenen Pflanzenzelle im stande sind, eine Membran aus Cellulose zu bilden und so die durch den Schnitt entstandene Öffnung ihres Zelleibes wieder zu schließen.

Balbiani[1] ist es ferner geglückt, durch seine merotomischen Versuche an Infusorien sogar den Anteil festzustellen, den das Chromatin des Zellkerns an der Ernährung und dem Wachstum der einzelligen Wesen nimmt. Wir haben in einem früheren Kapitel (S. 50 ff) die morphologische Bedeutung des Chromatins oder Nukleins für den feineren Bau des Zellkerns kennen gelernt; jetzt beginnt auch die physiologische Bedeutung dieser Kernsubstanz sich uns zu enthüllen. Bei vielen Infusorien ist das Chromatin im Innern des Kerns in mehrere größere Körner getrennt angeordnet. Balbiani gelang es nun, ein Wimperinfusor (Stentor) so in drei Stücke zu schneiden, daß der Zellkern selber mit zerschnitten wurde (Fig. 6). Das dem Mundende des Tieres angehörige oberste Teilstück bekam dabei vier Chromatinkörner mit, das mittlere Teilstück eines und das unterste drei. Alle drei Stücke des Stentors fuhren fort zu leben und hatten sich nach 24 Stunden zu je einem neuen Individuum regeneriert. Das aus dem mittleren Teilstück hervorgegangene Exemplar war jedoch bedeutend kleiner als die andern zwei, weil sein Kernstück nur ein Chromatinkorn besessen hatte. Lillie[2] gelang es 1896 sogar, durch Schütteln des Glasgefäßes einen Stentor in beliebig viele Stücke zu zerlegen. Hierbei zeigte es sich, daß selbst Stücke, die nur $^1/_{27}$ des Volumes des ganzen Tieres besaßen, noch regenerationsfähig waren, falls sie ein Kernstück miterhalten hatten, während alle kernlosen Stücke zu Grunde gingen.



Fig. 6.
Stentor, links das in drei Teile zerschnittene Individuum, rechts die regenerierten neuen Individuen.
k = Zellkern; v = Bläschen (Vakuole).

Bei andern merotomischen Versuchen Balbianis wurde das Infusor nur teilweise durchgeschnitten, so daß die beiden Stücke noch durch das Protoplasma des Zelleibes zusammenhingen. War der Kern vom Schnitt nicht

[1] Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés (Revue Zoologique Suisse V [1889]; Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés (Annales d. Micrographie IV [1892] und V [1893]).

[2] On the smallest parts of Stentor, capable of regeneration (Journal of Morphology XII, 1. Hft).

berührt worden, so schloß sich die Wunde bald, und das Tier nahm sein früheres Aussehen wieder an; niemals kam es bei einer derartigen Teilung zur Bildung zweier Individuen aus den noch zusammenhängenden Teilstücken. Wurde aber der Kern mit entzweigeschnitten, so entstand aus jedem Teilstücke ein neues Tier; da dasselbe mit dem andern durch ein Stück des Protoplasmaleibes noch verbunden blieb, war das Ergebnis dieser Teilung ein monströses Doppelwesen, das an die berühmten siamesischen Zwillinge erinnert. Nach einiger Zeit jedoch begannen die beiden Teilindividuen sich einander zu nähern, ihre Zellkerne rückten aneinander heran und verschmolzen, das Protoplasma des Zelleibes folgte diesem Verschmelzungsprozeß, und aus dem monströsen Doppelwesen wurde wieder ein normales Einzelwesen.

Andere Versuche, welche Verworn[1] 1891 und Balbiani 1892 und 1893 angestellt, modifizieren die obigen Ergebnisse, insofern bei ihnen die Mitbeteiligung des Protoplasmas am Zellenleben klarer zu Tage tritt und uns vor einseitiger Überschätzung der Bedeutung des Zellkerns bewahrt. Verworn wählte für seine Experimente ein kugelförmiges Urtier, *Thalassicola*, welches die für seine einzelligen Verhältnisse riesige Größe von einem halben Zentimeter erreicht. Es gelang ihm, den Zellkern dieses Riesen vom Protoplasmaleib zu isolieren; hier zeigte sich unzweideutig, daß der Zellkern allein, ohne wenigstens ein kleines Stück Protoplasma, zum Tode verurteilt ist; er starb ab, ohne einen neuen Zelleib zu bilden. Dagegen fuhr der nunmehr kernlose Zellkörper längere Zeit fort, zu leben und sich zu ernähren; aber er vermochte sich nicht mehr durch Teilung zu vervielfältigen und ward daher ebenfalls eine Beute des Todes. Balbiani verglich bei seinen neueren Versuchen nochmals genau das Verhalten kernloser und kernhaltiger Teilstücke von Infusorien. Er kam dabei zum Schlusse, daß Kern und Cytoplasma für die wichtigsten Lebensfunktionen sich gegenseitig ergänzen, jedoch so, daß dem Kern der wichtigere Anteil zufällt. Das Plasma allein vermochte die Bewegungen des Körpers und seiner Wimperbekleidung, die Ergreifung der Nahrung und die Zusammenziehung der pulsierenden Vakuolen des Körpers noch längere Zeit auszuüben. Der Kern dagegen erwies sich als nötig für die Sekretion, für die Regeneration und für die Leitung der Teilungsvorgänge, ohne welche das Zellplasma auf den Aussterbeetat gesetzt ist.

Wie auf zoologischem Gebiete, so hat man auch auf botanischem neuerdings durch eingehende Versuche die Beteiligung von Zellkern und Zelleib an den Lebensvorgängen der Zelle näher geprüft. Auch hier zeigte sich,

[1] Die physiologische Bedeutung des Zellkerns (Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie LI).

daß die Rolle des letzteren keineswegs zu unterschätzen ist, obgleich ersterem die eigentliche Führung im Lebensprozesse zufällt. Die oben (S. 66) erwähnte Behauptung von Klebs, daß kernlose pflanzliche Protoplasmastücke unfähig seien, eine Zellmembran zu bilden, wurde von Palla u. a. bestritten, welche die Neubildung einer Zellwand auch an kernfreien Stücken beobachtet haben wollen. Doch wurde letztere Angabe von andern Botanikern wiederum in Zweifel gezogen[1]. Klebs selber erwähnt, daß kernlose Algenstücke bei seinen Versuchen sich wochenlang lebend erhielten, dann aber abstarben. Wir können somit hierin dem Botaniker J. Reinke[2] beistimmen, wenn er sagt: „Der Kern ist unzweifelhaft das wichtigste Organ des Zellenleibes."

Das Gesamtergebnis jener merotomischen Versuche läßt sich somit kurz in folgende Schlüsse zusammenfassen. Kern und Cytoplasma sind beide für das Zellenleben wesentlich. Ein Zelleib ohne Kern ist ebenso praktisch unmöglich wie ein Zellkern ohne Protoplasmaleib. In der normalen Zelle bildet der Kern gewissermaßen die Zentralstation, das Organisationsprinzip der lebenden Materie, the controlling centre of cellactivity wie Wilson[3] es zutreffend ausdrückt. Dennoch vermag das Cytoplasma allein auch nach künstlicher Entfernung des Zellkerns wenigstens in manchen Fällen die bereits eingeleiteten gewöhnlichen Lebensprozesse noch eine Zeitlang fortzusetzen; aber es ist unfähig zu wesentlichen Neubildungen, daher insbesondere unfähig zur Vermehrung durch Teilung und zur Erhaltung der Art. Der Kern ist, wie wir in den folgenden Kapiteln noch näher zeigen werden, der eigentliche Träger der Vererbung, und im Kerne wiederum das Chromatin desselben. Da ferner ebensoviele neue Individuen entstehen, als kernhaltige Teilstücke bei Zerschneidung eines Infusors resultieren, so dürfen wir den Kern auch mit Recht als das Individuationsprinzip der lebenden Materie bezeichnen; im Kern ist es auch hier wiederum das Chromatin desselben, dem wir diese Bedeutung zuerkennen müssen; denn es entstehen so viele neue Individuen, als chromosomenhaltige Kernstücke vorhanden waren. Bei der unvollständigen Zerschneidung eines Infusors kommt es ferner nur dann zur Bildung eines Doppelindividuums, wenn der Kern entzweigeschnitten wurde. Daß aber auch das Protoplasma des Zelleibes nicht unbeteiligt ist an der individuellen Lebenseinheit, scheint daraus hervorzugehen, daß aus dem monströsen Doppelstentor Balbianis durch allmähliche Annäherung der Kerne beider Teilindividuen aneinander und durch ihre

[1] Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I (1897) 45 ff.
[2] Einleitung in die theoretische Biologie 1901, 256.
[3] The cell [2] 30.

Verschmelzung wieder ein einziges normales Tier wurde. Wäre nicht jene lebendige Brücke zwischen den beiden Stücken noch vorhanden gewesen, so würden sie nicht wieder zu einem einzigen Wesen verwachsen sein.

Die bedeutungsvolle Rolle, welche der Zellkern und sein Chromatin bei den Vorgängen der natürlichen Zellteilung und der Befruchtung spielen, werden wir im folgenden näher darzulegen suchen. Die Wichtigkeit dieser Rolle sei jedoch hier schon durch einige Worte R. Hertwigs[1] angedeutet: „Der Nachweis, daß der Kern bei allen Befruchtungsprozessen eine ausschlaggebende Rolle spielt, hatte eine Veränderung der Auffassung (von der Bedeutung des Kerns) zur Folge. Man kam zur Ansicht, daß der Kern den Charakter der Zelle bestimmt, daß alle Tätigkeiten des Protoplasmas vom Kern beeinflußt werden. Wenn sich aus dem Ei ein bestimmt geartetes Tier entwickelt, wenn eine Zelle im Tierkörper einen bestimmten histologischen Charakter annimmt, so sind wir jetzt geneigt, dies dem Kern zuzuschreiben. Daraus folgt dann weiter, daß der Kern der Träger der Vererbung ist; denn die Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Kinder, welche uns die tägliche Erfahrung des Lebens lehrt, kann nur durch die Geschlechtszellen der Eltern, durch Ei- und Samenzellen bewirkt werden. Da nun der Charakter der Geschlechtszellen wiederum vom Kern bestimmt wird, so wird die Übertragung in letzter Instanz vom Kern vermittelt."

---

[1] Lehrbuch der Zoologie[6] (1903) 55—56. Über die biologisch-physiologische Bedeutung des Zellkerns s. auch Wilson, The cell[2] 358—359.

Fünftes Kapitel.

Die Gesetze der Zellteilung.

1. Die verschiedenen Formen der Zell= und Kernteilung. Die verschiedenen Formen der Zellteilung 71. Die verschiedenen Formen der Kernteilung. Direkte Kernteilung 72. Indirekte Kernteilung (Karyokinese oder Mitose) 73.

2. Die verschiedenen Stadien der indirekten Kernteilung 74. Vorphase (Knäuelform, Sternform) 75; Mittelphase (Längsteilung und Umordnung der Chromosomen); Endphase (Doppelstern und Doppelknäuel) 78.

3. Rückblick auf die Vorgänge der Karyokinese 80. Die Rolle der Centrosomen. Streitfragen über ihre Bedeutung, ihre Verbreitung und ihre Herkunft 81. Schlußfolgerungen.

In einem früheren Abschnitte (S. 55) nannten wir die Zellen die Bausteine der Organismen. Aber sie sind zugleich auch die Baumeister, welche die organische Welt in steter Reihenfolge der Generationen immer wieder aufs neue aufbauen. Sie sind eben lebendige Bausteine, welche kraft der in ihnen wohnenden Entwicklungsgesetze wachsen und sich vermehren, und sich zu Geweben, zu Organen und mannigfach gestalteten Lebewesen selbsttätig zusammenfügen. Der Grundvorgang, auf dem die Baumeisterschaft der Zelle in den vielzelligen Organismen beruht, ist die Zellteilung. Was nämlich bei der Vivisektion einzelliger Organismen durch das feine Skalpell des Forschers auf gewaltsame Weise geschieht[1], das vollzieht sich unter gewissen Umständen auch ganz von selber durch die inneren Gesetze des organischen Wachstums: die Teilung einer Zelle in mehrere Zellen. Wenden wir uns daher jetzt dem Studium dieser natürlichen Zellteilung und der sie begleitenden interessanten Vorgänge zu.

1. Die verschiedenen Formen der Zell= und Kernteilung.

Wenn in der Entwicklung des Individuums eine Zellvermehrung eintreten muß, sei es nun zur Bildung eines neuen Gewebes oder zur Vergrößerung der schon vorhandenen Gewebe oder endlich zur Bildung neuer Individuen im Fortpflanzungsprozesse der Art, so ist für die betreffenden

[1] Vgl. oben 66 ff.

Zellen die Stunde der Teilung gekommen. Dieselbe beginnt bei einkernigen Zellen gewöhnlich mit der Teilung des Kerns. Entweder folgt dann das Protoplasma des Zelleibes dem Teilungsprozesse des Kerns nach und teilt sich ebenfalls, oder es bleibt ungeteilt[1]; im letzteren Falle entsteht aus einer einkernigen Zelle eine mehrkernige; im ersteren, dem gewöhnlichen Falle, entstehen aus einer Zelle mehrere Zellen. Teilt sich dabei die Zellmembran mit, so haben wir eine sog. exogene Zellteilung; bleiben dagegen die Tochterzellen innerhalb der alten Membran der Mutterzelle eingeschlossen, so haben wir eine endogene Zellteilung. Bei der exogenen Zellteilung bleiben die neuen Zellen entweder Seite an Seite nebeneinander, und dann bildet sich durch die Zellteilung ein Zellengewebe; oder sie verlassen ihre Heimat und wandern aus. Ferner können bei der Zellteilung aus der einen alten Zelle entweder zwei oder mehrere neue, unter sich gleich große entstehen, und dann haben wir eine Zellteilung schlechthin; oder die neuen Zellen, die sich von der alten abschnüren, sind bedeutend kleiner als die Mutterzelle, und dann bezeichnet man den Teilungsvorgang als Knospung, die beim Wachstum und der Vermehrung vieler niedern Tiere (z. B. der Polypen) und Pflanzen (z. B. der Hefepilze) häufig vorkommt. In allen diesen mannigfaltigen Erscheinungen der Zellteilung ist aber die Kernteilung stets die Hauptsache; ihr müssen wir daher unsere besondere Aufmerksamkeit zuwenden. Wir sind hier auf einem Gebiete angelangt, auf dem die moderne mikroskopische Forschung ihre größten Triumphe gefeiert hat, Triumphe, die an Schärfe und Feinheit der Beobachtung wie an geistreicher Kühnheit der allerdings größtenteils noch hypothetischen Schlußfolgerungen in der Geschichte der menschlichen Wissenschaften kaum ihresgleichen finden. Durch sie ist es der neueren Zellenforschung gelungen, in das geheimnisvolle Wesen der Vererbung wenigstens einigermaßen einzudringen. Indem wir im folgenden die Beobachtungsresultate von den Schlußfolgerungen streng unterscheiden, wird es möglich sein, uns später auch über die modernen Vererbungstheorien ein richtiges Urteil zu bilden.

Die Kernteilung ist entweder eine direkte oder eine indirekte. Bei ersterer vollzieht sich die Teilung des Kerns ohne eine wesentliche Änderung seiner Struktur; bei letzterer dagegen ist sie von einem komplizierten Mechanismus tiefgehender Veränderungen der früheren Struktur des Kerns und teilweise auch des Zellprotoplasmas begleitet. Dieselben bestehen in einer gesetzmäßigen Umlagerung und Teilung der chromatischen

[1] Den Teilungsprozeß, der nur auf den Kern sich erstreckt, ohne von einer Zellteilung gefolgt zu sein, bezeichnet man auch als freie Kernteilung (vgl. Strasburger, Lehrbuch der Botanik[2] (1895) 55 ff. Die „freie Kernteilung" darf jedoch nicht mit der freien Kernbildung verwechselt werden, worauf wir später zurückkommen werden.

Elemente des Kerns, des Kernfadens und seiner Chromosomen; sie bestehen ferner aus ebenso gesetzmäßigen Fasern- oder Strahlenbildungen der achromatischen Kernsubstanz. Wegen der eigentümlichen Bewegungserscheinungen der chromatischen Kernsubstanz hat die indirekte Kernteilung auch den Namen Karyokinese (Kernbewegung) erhalten; wegen der charakteristischen Ausgestaltung und Spaltung des chromatischen Kernfadens und des gleichzeitigen Auftretens achromatischer Spindelfasern hat sie den Namen Mitose (von μίτος, Faden) oder mitotische Kernteilung bekommen, im Gegensatz zu der amitotischen oder direkten Kernteilung. Betrachten wir nun zuerst die letztere als die einfachere Form, deren Schilderung uns auf das Verständnis der indirekten Kernteilung vorbereiten wird.

Die direkte Kernteilung wurde bereits 1841 durch Remak bei den roten Blutkörperchen beobachtet. Dieselben besitzen im jugendlichen Zustande einen Kern, durch dessen Teilung sie sich vermehren. Der Vorgang ist ein sehr einfacher, wie die beifolgende Figur 7 a, b, c, d zeigt. Der Kern der Zelle zieht sich in die Länge und geht aus seiner früheren Kugelgestalt in eine lang-eiförmige über; dann wird er biskuitförmig, indem er sich in der Mitte einschnürt. Zugleich nimmt auch die früher kugelförmige Blutzelle selbst eine ovale Gestalt an. Nun trennen sich die beiden Hälften des biskuitförmigen Kerns und rücken voneinander ab; der Protoplasmaleib der Zelle schnürt sich in der Mitte ein, die Einschnürung wird immer tiefer, bis schließlich zwei rundliche Blutzellen, jede mit einem runden Kern in der Mitte, da sind. Bei dieser direkten Zellteilung zerfällt also durch bloße Einschnürung zuerst der Kern in zwei Hälften, dann das Protoplasma des Zellkörpers mit der Zellmembran. Bei den Urtieren (Protozoen), besonders bei solchen, welche chromatinreiche Kerne besitzen, ist diese Form der Kern- und Zellteilung ein häufig vorkommendes Ereignis.

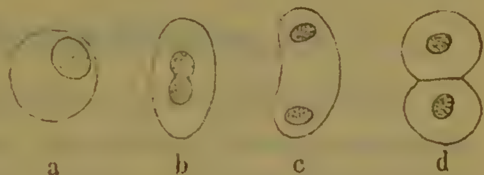


Fig. 7.
Direkte Kernteilung der roten Blutkörperchen.

Die Frage, wer der eigentliche Entdecker der indirekten Kernteilung war, wird verschieden beantwortet. Nach Wilson[1] wurde die Mitose von dem Zoologen Anton Schneider 1873 entdeckt, während nach Sachs[2] J. Tschistiakoff, ein Botaniker, den ersten Anstoß zu den neueren Untersuchungen über die Teilung des Zellkerns 1874 gegeben haben soll. Andere wiederum nennen den Botaniker E. Strasburger als Entdecker dieser verwickelten Art der Zellteilung. Jedenfalls gebührt dem deutschen Zoologen

[1] The cell² 64.

[2] Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1887, 115, A. 4. Die betreffende Arbeit von Tschistiakoff lautet: Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale (Nuovo Giornale Botan. Ital. VI). Vgl. namentlich Taf. VII, Fig. 11—13.

Walter Flemming das Verdienst, die indirekte Kernteilung in seinen „Beiträgen zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen“ (1878 bis 1882)[1] zum erstenmal scharf formuliert, begründet und entwickelt zu haben. Für ihren weiteren Ausbau hat sich vorzüglich der belgische Abbé Carnoy verdient gemacht durch seine Biologie cellulaire (1884) und durch seine vortreffliche Studie[2] über die Zellteilung bei den Gliederfüßern. Weitere Namen nennen wir hier nicht; denn das Studium der Mitose ist seither ein Lieblingsgegenstand der cytologischen Forschung geworden, welche überdies gezeigt hat, daß die indirekte Kernteilung bei den allerverschiedensten Zellenarten viel allgemeiner verbreitet ist und weit häufiger vorkommt als die direkte. Beide Formen der Kern- und Zellteilung sind übrigens durch mannigfache Übergänge miteinander verbunden. Eine vortreffliche und sehr eingehende Darstellung der sämtlichen auf die Mitose bezüglichen Erscheinungen gibt Wilson in seinem schon mehrfach erwähnten Buche The cell² 65—121. Unsere Schilderung dagegen muß sich auf das Allernotwendigste beschränken.

2. Die verschiedenen Stadien der indirekten Kernteilung.

Während bei der direkten Kernteilung die Verteilung der chromatischen Kernsubstanz der Mutterzelle auf die zwei Tochterzellen bloß auf einer, durch Einschnürung bewirkten, rohen Halbierung des Mutterkerns beruht, verfolgt bei der indirekten Zellteilung eine ganze Reihe von Erscheinungen das eine Ziel, das Chromatin des Mutterkerns in einer vollkommen gleichmäßigen und regelmäßigen Weise auf die beiden Tochterkerne zu verteilen. Dies ist sozusagen der leitende Gedanke, der dem ganzen Prozeß der Karyokinese oder Mitose zu Grunde liegt, und dem alle andern Vorgänge bei demselben dienstbar sind.

Wir können bei der Karyokinese drei Gruppen von Erscheinungen nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge unterscheiden. Die erste Gruppe bildet die Vorphase (Prophase) der Kernteilung; die zweite Gruppe stellt die eigentliche Hauptphase oder Mittelphase (Mesophase oder Metaphase) dar, in welcher die Teilung des Chromatins des Mutterkerns vor sich geht; die dritte Gruppe endlich bildet die Endphase (Anaphase), in der die endgültige Ausgestaltung der Tochterkerne erfolgt. In allen diesen drei Phasen sehen wir gleichzeitig eine doppelte Reihe von Veränderungen in der Zelle vor sich gehen; die erste Reihe umfaßt die chromatischen Kernfiguren, die aus der Umlagerung, Halbierung und definitiven Neulagerung der chromatischen Kernsubstanz entstehen; die zweite Reihe dagegen umfaßt die achromatischen Kernfiguren, die aus den Gestalt-

[1] Archiv für mikroskopische Anatomie XVI—XIX.

[2] La Cytodiérèse chez les Arthropodes (La Cellule I [1885], n. 2).

veränderungen des achromatischen Kerngerüstes (und teilweise auch des achromatischen Zellgerüstes) sich ergeben. Die erste Reihe bildet das eigentliche Wesen der Kernteilung selber; die zweite Reihe bildet die Hilfsmittel der protoplasmatischen Strahlung, durch welche die Bewegungsvorgänge der ersten Reihe in Szene gesetzt werden. Verfolgen wir nun an der Hand einiger schematischer Abbildungen (Fig. 8—14 auf S. 76 u. 79) die wunderbare Mechanik der Karyokinese etwas eingehender.

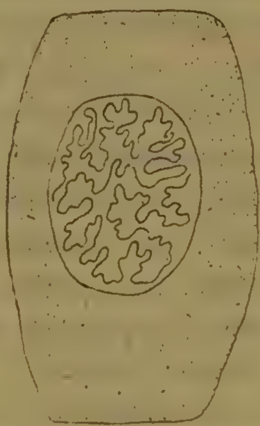
Vielleicht müssen wir unsere Leser um Entschuldigung bitten, daß wir hierfür Abbildungen aus einem französischen Werke von M. Duval[1] und nicht aus einem deutschen wählten, obwohl die karyokinetische Forschung eigentlich deutschen Ursprungs ist. Aber die Klarheit und Übersichtlichkeit der Darstellung dieser Vorgänge bei M. Duval schien uns um so anziehender, da in der Benennung der einzelnen Kernteilungsphasen keineswegs Übereinstimmung zwischen allen Autoren herrscht, und wir daher ohnehin für eine derselben uns entscheiden mußten. In den deutschen Lehrbüchern der Zoologie findet man häufig die Kernteilungen in der Zellhaut des gefleckten Salamanders *(Salamandra maculosa)* als Beispiel für die Karyokinese erwähnt und abgebildet. In der Tat sind dieselben ein vortreffliches und leicht wahrnehmbares Belegstück für die indirekte Kernteilung, wie wir auch aus eigener Erfahrung versichern können. Man braucht nur einer Salamander- oder Tritonlarve ein Stück ihrer Schwanzhaut abzuziehen und dasselbe nach den gewöhnlichen Färbungsmethoden mit Karmin oder Hämatoxylin mikroskopisch zu präparieren, um in den Zellen des Epithels eine Reihe verschiedener Kernteilungsfiguren vor sich zu sehen. Um die einzelnen Chromosomen scharf unterscheiden zu können, sind allerdings besondere Färbungsmethoden zu empfehlen, unter denen namentlich die Heidenhainsche Färbung mit Eisenhämatoxylin auch heute noch eines guten Rufes sich erfreut. Wir wollen jedoch in unserer Darstellung von allen Verschiedenheiten der einzelnen Objekte und der einzelnen Färbungsmethoden absehen, und deshalb haben wir es vorgezogen, die schematischen Abbildungen von M. Duval unsern Lesern hier vorzuführen.

Der erste Schritt zur indirekten Kernteilung, der Beginn der Vorphase, besteht darin, daß die chromatische Kernsubstanz, welche im Ruhezustande der Zelle nach der Carnoyschen Auffassung[2] einen vielfach verschlungenen, rosenkranzartigen Faden bildete, zu einem Knäuel (Fig. 8) sich verdichtet, der dann durch weitere Konzentration und regelmäßige Zu-

[1] Précis d'Histologie² (1900) 55 ff.

[2] Wollen wir von dieser Auffassung absehen, so können wir sagen, das Chromatin des ruhenden Kerns stelle ein äußerst feines, netzförmiges oder wabenförmiges Gerüstwerk dar.

sammenziehung die Form einer Rosette oder eines Sterns (Aster) annimmt (Fig. 9), weshalb man diese Kernfigur als chromatischen Monaster bezeichnet. Zugleich verschwindet die Kernmembran, und der Monaster liegt scheinbar frei in der Mitte der Zelle. Wir sagen „scheinbar frei"; denn an dem oberen und dem unteren Pole dieser Figur erscheint bereits je ein kleines, kreisförmiges, helles Körperchen, das sog. Centrosom, das „Teilungsorgan" der Zelle, das den Mittelpunkt einer geheimnisvollen „Richtungssphäre" bildet; um jedes dieser beiden „Polkörperchen" (p in Fig. 9) herum formt sich nämlich ein Kranz von protoplasmatischen Strahlen, die dem achromatischen Kerngerüste (in andern Fällen aber auch dem Zellgerüste) angehören; diese Protoplasmastrahlen sind im weiteren Verlauf der Karyokinese die Wegweiser für die gesetzmäßige Reihenfolge von Bewegungen, welche die Bestandteile der chromatischen Kernfigur vorzunehmen haben.


Fig. 8.

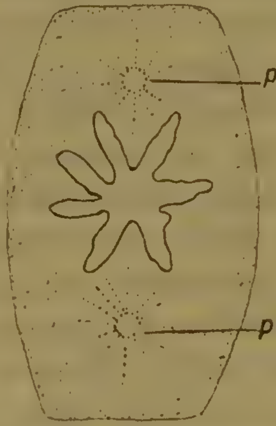


Fig. 9.

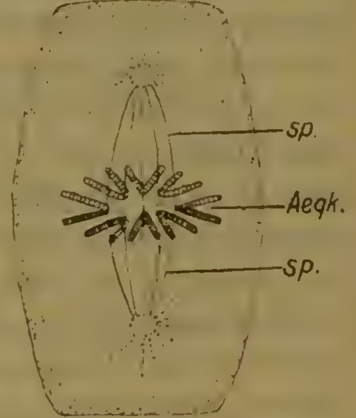


Fig. 10.

Erklärung der Buchstaben: p = Polkörperchen, sp = Spindel, Aeqk = Äquatorialkrone.

Fig. 8 zeigt uns die Zelle im ersten Stadium der Vorphase, im Stadium des chromatischen Knäuels (Spirems). Fig. 9 weist uns dieselbe Zelle im zweiten Stadium der Vorphase, im Stadium des chromatischen Einzelsterns (Monasters); dasselbe zweite Stadium wird auch dasjenige des achromatischen Doppelsterns (Amphiasters) genannt, nach den beiden Strahlenkränzen (p), die zur achromatischen Kernfigur gehören. Diese beiden Namen behält das in Fig. 9 dargestellte Stadium bei manchen Autoren bis zur vollständigen Ausgestaltung des in Fig. 10 gebotenen Bildes bei.

Nun beginnt das dritte Stadium der Vorphase, das bereits zur Mittelphase überleitet. Die rosettenförmige Figur des chromatischen Einzelsterns teilt sich in eine bestimmte Anzahl von regelmäßigen Einzelschleifen, welche meist die Gestalt eines U oder V haben und alle gleich groß sind. Es sind dies die Chromosomen, aus denen die chromatische Kernsubstanz

bestand, und welche in allen Körperzellen derselben Spezies (mit seltenen Ausnahmen[1]) stets dieselbe gesetzmäßige Zahl aufweisen; sämtliche Individuen ein und derselben Art besitzen in allen Zellen ihres Körpers dieselbe Chromosomenzahl, nur die Keimzellen machen hiervon eine bedeutungsvolle Ausnahme, wie wir später sehen werden, indem sie nur die Hälfte der Normalzahl aufweisen.

Die Zahl der Chromosomen in den Körperzellen ist sehr verschieden bei den verschiedenen Arten der Tiere und Pflanzen. Sie schwankt von 2 bis 168. Manchmal weichen die Chromosomenzahlen nahe verwandter Arten ziemlich weit voneinander ab, während sie anderseits bei weit voneinander entfernten Formen oft identisch sind. Wer sich hierfür interessiert, findet in Wilsons Buch The cell[2], 206 die Chromosomenzahlen von 62 Tier- und Pflanzenarten übersichtlich zusammengestellt. Wir geben hier nur einige wenige Beispiele aus jener Tabelle. Bei manchen Würmern finden sich 2 oder 4 Chromosomen, bei andern Würmern deren 8, bei manchen Medusen, Heuschrecken und Phanerogamen 12, bei einem Schwimmkäfer *(Hydrophilus)*, einer Schnecke *(Limax)*, beim Ochsen und dem Menschen 16, beim Seeigel und einem Meereswurm *(Sagitta)* 18, bei einer Ameise *(Lasius)* 20, bei der Lilie, dem Salm, dem Frosch und der Maus 24, beim Zitterrochen 36, bei einem Wurm *(Ascaris lumbricoides)* 48, endlich bei einem kleinen Süßwasserkrebs *(Artemia)* 168.

Verfolgen wir jetzt das Schicksal der Chromosomen bei der Karyokinese weiter. Unterdessen haben sich auch die protoplasmatischen Strahlen, die von den Polkörperchen an den beiden Enden des Zellkerns ausgingen, immer weiter gegeneinander verlängert, bis sie schließlich in der Mittelebene des Kerns zusammenstoßen und dadurch eine Kernspindel (sp in Fig. 10) bilden. Dieses Stadium heißt daher nach der chromatischen Kernfigur das Stadium der chromatischen Schleifen, oder nach der achromatischen Kernfigur das Stadium der Richtungsspindel, weil unter dem Einfluß der letzteren die bestimmt gerichteten Bewegungen der ersteren, der Chromosomen, zu erfolgen scheinen. Die Vförmigen chromatischen Schleifen beginnen nämlich alsbald in der Mitte der Spindel in einer zur Längsachse derselben senkrechten Ebene, der sog. Äquatorialebene, kranzförmig sich aufzustellen, so daß ihre Spitzen sämtlich gegen den Mittelpunkt der Äquatorialebene gerichtet sind. Dieses Stadium nennt man nach der chromatischen Kernfigur das Stadium der Äquatorialplatte oder

[1] Der Spulwurm *Ascaris megalocephala* hat zwei Varietäten, deren eine vier, die andere zwei Chromosomen in ihren Körperzellen aufweist. Andere Beispiele siehe bei Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere[1–2]. Allgem. Tl, 2. Lfg 612.

richtiger der Äquatorialkrone (Aeqk in Fig. 10), weil die einzelnen Schleifen getrennt bleiben und sich nur zu einem Kranze nebeneinanderstellen. Wir sehen dasselbe in Fig. 10 abgebildet, wo auch die achromatische Richtungsspindel (sp) sehr deutlich sichtbar ist.

Jetzt folgt die Mittelphase, der Kulminationspunkt der ganzen Karyokinese, die eigentliche Kernteilung, die, wie W. Flemming zuerst entdeckt hat, in einer ganz genauen Längsteilung der einzelnen Chromosomen des Kerns besteht. Hatte jedes Chromosom vorher die Gestalt eines V, so erhält es jetzt die Gestalt eines W. Diese Teilung der einzelnen Schleifen der chromatischen Kernsubstanz vollzieht sich mit einer solchen mathematischen Exaktheit, daß man nicht umhin kann, ihr eine hohe Bedeutung für die Vorgänge der Vererbung beizulegen. Durch sie wird nämlich bewirkt, daß das Chromatin des Kerns der Mutterzelle nach den Regeln der strengsten iustitia distributiva auf die Kerne der Tochterzellen in demselben Organismus verteilt werde; jede der letzteren erhält durch dieses Testament genau die Hälfte des Chromatins der jeweiligen Mutterzelle, aber in einer gleichen Zahl von Chromosomen, wie sie die letztere besaß.

Dieses Zentralstadium der indirekten Zellteilung, das wir soeben beschrieben, wird das Stadium der Verdopplung der Äquatorialkrone genannt. Hierauf trennen sich die beiden Teile eines jeden Chromosoms, die eben noch in inniger Berührung Seite an Seite lagen, vollkommen voneinander ab, kehren sich um und richten die Spitze ihres V gegen das Polkörperchen der betreffenden Seite, während ihre Öffnung der Äquatorialebene zugewendet bleibt; dann beginnen sie polwärts ihre Wanderung anzutreten. Dieses Stadium, welches den Übergang von der Mittelphase zur Endphase bildet, zeigt uns Fig. 11. Es führt den Namen Stadium der dicentrischen Orientierung der Tochterschleifen.

Von nun ab eilt die Karyokinese durch die weiteren Stadien der Endphase rasch ihrem Schlusse zu. Die beiden Kränze von Tochterschleifen rücken immer weiter voneinander ab und nähern sich immer mehr den beiden Enden der Richtungsspindel. Endlich sind sie an den Polkörperchen angelangt und ordnen sich nun kranzförmig um dieselben, wie uns Fig. 12 zeigt. Dieses Stadium heißt daher das Stadium der beiden Polkronen (Pk). Das Chromatinmaterial der Tochterkerne ist hiermit an seinem Bestimmungsorte angelangt. Es erübrigt ihm nur noch, zur Bildung eines normalen chromatischen Kerngerüstes überzugehen. Dies geschieht durch dieselben Vorgänge, durch die das Chromatin des Mutterkerns sich zur Teilung vorbereitet hatte, aber in umgekehrter Reihenfolge. Die einzelnen Vförmigen Schleifen verwachsen an ihren Enden miteinander und bilden das in Fig. 13 dargestellte Stadium, welches den Namen Stadium des

chromatischen Diasters (Doppelsterns) trägt. Der chromatische Doppelstern verwandelt sich sodann in den chromatischen Doppelknäuel (Dispirem), nach welchem dieses Stadium (Fig. 14) benannt ist. Indem jeder der beiden Knäuel in einen langen, dünnen, vielfach gewundenen Chromatinfaden sich umbildet, tritt das Chromatin des Kerns wieder in den Ruhestand, in dem es vor dem Beginn der Karyokinese sich befand. Im Stadium des chromatischen Doppelknäuels erscheint auch wieder die Kernmembran und legt sich nun jeden der beiden neugebildeten Kerne herum, so daß diese wieder ihr normales Aussehen erhalten.

Die achromatische Kernspindel hatte ihre Aufgabe in dem Maße erfüllt, als die Chromosomen der neu zu bildenden Kerne an ihr hinauf gegen die beiden Polkörperchen zurückgewandert waren. Sie beginnt daher

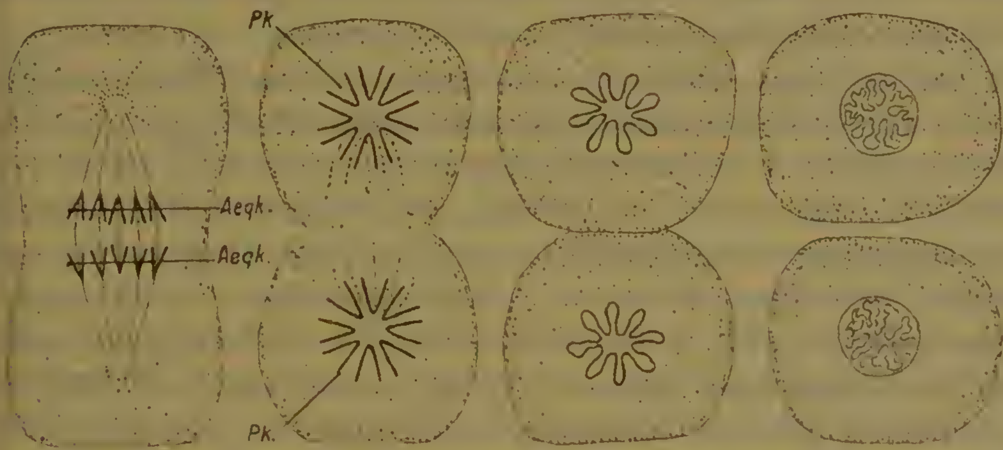


Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

Erklärung der Buchstaben: Aeqk = Äquatorialkrone, Pk = Polkrone.

sich aufzulösen, zuerst in der Mitte, dann gegen die Enden hin. Daher kommt es, daß wir sie in Fig. 12 bereits nicht mehr wiederfinden. In Fig. 13 sind auch die Polkörperchen oder Centrosomen verschwunden; auch sie haben ihre Schuldigkeit getan und können wieder gehen, um in den Bereich der Unsichtbarkeit sich zurückzuziehen. Aber sie verschwinden nicht immer, sondern bleiben, wie manche Beobachter versichern, manchmal deutlich sichtbar, und ändern dann nur ihre Stellung, indem sie von den Polen an die beiden Seiten des ehemaligen Äquators der Kernteilungsfigur wandern und sich dort aufstellen. Auch die Kernspindel bleibt in vielen Fällen noch weit länger erhalten, besonders bei den Pflanzenzellen, welche an ihren neuen, durch die Teilung der Mutterzelle in zwei Tochterzellen entstandenen Wänden eine Celluloseschicht ausscheiden müssen; an der Bildung der letzteren beteiligt sich die Kernspindel in wesentlichem Maße[1]. Dagegen nimmt die

[1] Vgl. Strasburger, Lehrbuch der Botanik[2] (1895) 52.

Spindel bei manchen tierischen Zellen an der Bildung der neuen Zellwände keinen Teil. Diesen Fall zeigen unsere Abbildungen (Fig. 11—14). Die seitliche Einschnürung der Mutterzelle, die schon in Fig. 11 auftrat, vertieft sich einfach immer mehr und mehr (Fig. 12 u. 13) bis zur völligen Trennung der Tochterzellen (Fig. 14).

3. Rückblick auf die Vorgänge der Karyokinese.

Lassen wir nun die Erscheinungen der Karyokinese nochmals vor unserem Geiste vorüberziehen. Die beiden ersten Stadien der Vorphase, das Stadium des chromatischen Knäuels und des chromatischen Einzelsterns, entsprechen genau den beiden letzten Stadien der Endphase, dem Stadium des chromatischen Doppelsterns und des chromatischen Doppelknäuels. Die zwischen diesen beiden Extremen liegenden Stadien haben zum Mittelpunkt die Mittelphase (auch Metaphase genannt), nämlich das Stadium der Verdopplung der Äquatorialkrone. Dieser Kulminationspunkt ist einerseits mit der Vorphase verbunden durch die Teilung des chromatischen Einzelsterns in Vförmige Schleifen und durch die Anordnung derselben zur einfachen Äquatorialkrone; anderseits hängt er mit der Endphase zusammen durch die dicentrische Orientierung der Tochterschleifen in der verdoppelten Äquatorialkrone und durch die Rückwanderung derselben zu den Polen sowie durch die Bildung der beiden Polkronen. So ist die indirekte Kernteilung ein Prozeß von wunderbar komplizierter Gesetzmäßigkeit, der jedoch in seinem Plane ebenso wunderbar einfach ist; denn er bezweckt, das Chromatin des Kerns der Mutterzelle in zwei völlig gleiche Hälften zu teilen, und zwar so, daß jeder der Kerne der beiden Tochterzellen die Hälfte eines jeden einzelnen Chromosoms der Mutterzelle mitbekommt, und daß dabei überdies die Zahl der Chromosomen eines jeden Tochterkerns dieselbe bleibt wie die Chromosomenzahl des Mutterkerns.

Die an der Hand der schematischen Abbildungen soeben gegebene Schilderung des Verlaufes der indirekten Kernteilung ist allerdings insofern eine theoretische, als bei verschiedenen Tier- und Pflanzenarten mannigfache Modifikationen derselben vorkommen. Mit Recht sagt J. Reinke[1]: „Der Verschiedenheit der Struktur der Kerne bei verschiedenen Organismen entsprechen auch Abweichungen im Gang der Mitose, wenn man die einzelnen Fälle miteinander vergleicht. Aber vier Fundamentalerscheinungen treten uns doch überall entgegen: die Bildung der chromatischen und achromatischen Figur aus der Konfiguration des ruhenden Kerns; die Spaltung der Chromosomen; das Wandern der halbierten Chromosomen zu

[1] Einleitung in die theoretische Biologie 260.

den Polen der mitotischen Figur; die Umlagerung der Teile zur Wiederherstellung der Konfiguration des ruhenden Kerns. Die Konstanzhaltung der Chromosomenzahl durch alle Generationen von Zellkernen einer Art hindurch kommt dann noch hinzu."

Wir bezeichneten oben die beiden Polkörperchen (Centrosomen) und die von ihnen ausstrahlende Richtungsspindel nur als ein biomechanisches Hilfsmittel für die gesetzmäßige Teilung des Chromatins. Diese Auffassung ist durch die von uns nach den besten Autoren gegebene Schilderung des Verlaufs der Karyokinese vollkommen gerechtfertigt. Man kann daher die Centrosomen mit Boveri[1], Weismann usw. gewissermaßen die Teilungsorgane der Zelle nennen. R. Bergh[2] wollte zwar jener achromatischen Kernfigur eine höhere Bedeutung für das Wesen der Zellteilung zuschreiben als der chromatischen Kernfigur. Auch E. van Beneden, Flemming, Guignard und andere Autoren überschätzten vielleicht die Wichtigkeit der Centrosomen[3]. Der berühmte Quadrillentanz, den nach Fol die beiden Hälften des männlichen und des weiblichen Centrosoms um den Furchungskern der befruchteten Eizelle aufführen sollten, hat sich als eine irrtümlich gedeutete Beobachtung erwiesen. Zudem fehlen nach Strasburger und seinen Schülern[4] bei den höheren Pflanzen die Centrosomen; auch bei den Teilungsvorgängen der einzelligen Urtiere (Protozoen) sind jene Polkörperchen entweder gar nicht oder nur in seltenen Ausnahmefällen vorhanden, in denen ihre Deutung als Centrosomen zudem noch problematisch ist. Wären diese Gebilde wesentlich für die Vorgänge der Vererbung, so müßten sie bei allen Zellteilungen oder doch wenigstens bei denjenigen, die mit der Erhaltung der Art in Beziehung stehen, stets sich finden, was nicht der Fall ist.

Über das Dunkel, das in der Centrosomenfrage noch herrscht, geben die folgenden Worte Strasburgers[5] guten Aufschluß: „Es bleibt mir somit nur übrig, mich zum mindesten in diesem Augenblick und bei dem jetzigen Stand unserer Untersuchungen mit dem Gedanken abzufinden, daß den höher organisierten Pflanzen individualisierte Centrosomen abgehen.

[1] Auf Boveris Ansicht über die Bedeutung der Centrosomen für das Problem der Befruchtung werden wir im folgenden Kapitel näher einzugehen haben.

[2] Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften (Zoologischer Anzeiger XV [1892], Nr 383).

[3] Vgl. auch V. Haecker, Über den heutigen Stand der Centrosomenfrage (Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1894, 11—32). Nur für den damaligen Stand der Frage ist jene Arbeit maßgebend.

[4] Histologische Studien aus dem Bonner Botanischen Institut, Berlin 1897; vgl. auch A. 5.

[5] Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich (Histolog. Beiträge [1900], Hft 6, 170—171).

Denn wie sollte sonst ihr Nachweis bei allen Pteridophyten und Phanerogamen scheitern, während er doch schon bei den Bryophyten (Moosen) gelingt. Doch will ich Flemming gern die Möglichkeit zugeben, daß künftighin Centrosomen bei den höheren Pflanzen doch noch gefunden werden.... Zu einer einheitlichen Auffassung der Centrosomen im Tierreich, einer endgültigen Ansicht über ihre Herkunft, ihren Bau, ihre Funktion, ihr Fortbestehen oder ihren Schwund während der Kernruhe, endlich über ihre Verbreitung, ist man auch noch nicht gelangt, so schwer im einzelnen auch die Gründe wiegen mögen, die Flemming für die Ubiquität dieser Gebilde geltend macht. Sehr entschieden gegen letztere spricht sich Carnoy aus." Zur näheren Orientierung über die Centrosomenfrage werden unsere Leser bei Wilson[1] ein sehr reichhaltiges Beobachtungsmaterial zusammengestellt finden. An letzterer Stelle erwähnt er auch jene neueren Beobachtungen, nach denen das Centrosom wesentlich als „Kinoplasma" (Bewegungsplasma) nicht bloß für die Zellteilung, sondern auch für die Bewegung der Flimmern und Geißeln mancher Zellen, namentlich aber vieler Samenzellen[2] dient.

Auch über die Herkunft der Centrosomen ist man, wie in dem eben angeführten Zitate Strasburgers bereits angedeutet wurde, noch nicht genügend aufgeklärt; einige wollen sie als Bestandteile des Zellprotoplasmas auffassen, andere lassen sie, und zwar mit größerer Wahrscheinlichkeit, aus dem Zellkerne hervorgehen. Neuerdings neigt man sich vielfach der Ansicht zu, daß die Centrosomen (Polkörperchen) als solche überhaupt keine bleibenden Bestandteile der Zelle sind[3], sondern nichts weiter als gewöhnliche Körnchen (Mikrosomen) des achromatischen Kerngerüstes bzw. des Zellgerüstes, welche bei den Vorgängen der Karyokinese bloß eine vorübergehende Rolle spielen, indem je ein solches Mikrosom an jedem der beiden Pole des sich teilenden Zellkerns zum Mittelpunkt einer protoplasmatischen Strahlung wird, aus der die Richtungsspindel hervorgeht. Die Centrosomen und die von ihnen gebildete Attraktionssphäre sind daher vielleicht, wie Mitrophanow[4] bereits 1894 zu zeigen versucht hat, nicht die Ursache der Kernteilung, sondern eine Folge des Beginnes derselben. Auch nach Wasilieff[5] ist das Centrosom nur ein vorübergehendes Produkt des Zusammenwirkens von Zellkern und

[1] The cell[2] 50—52 208—215 354—358.

[2] S. auch Ikeno, Blepharoplasten im Pflanzenreich (Biolog. Zentralblatt XXIV [1904], Nr 6, 211—221).

[3] Vgl. z. B. die Erörterungen von Brandes und Flemming in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1897, 157—162.

[4] Contribution à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens (Journal international d'Anatomie et de Physiologie XI).

[5] Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleis (Biolog. Zentralblatt XXII [1902], Nr 24, 758 ff).

Protoplasma. Hierfür sprechen überdies die von Morgan, Loeb und Wilson angestellten Versuche, welche die künstliche Erzeugung von Centrosomen in unbefruchteten Seeigeleiern durch Salzlösungen bewirkten[1]. Ihrem Ursprunge nach können die Plasmastrahlen der Kernspindel entweder sämtlich dem achromatischen Kerngerüst oder sämtlich dem Spongioplasma des Zelleibes entspringen, oder sie können eine gemischte Herkunft haben[2]. Die bewirkende Ursache dieser Strahlung ist noch ebensowenig bekannt wie die bewirkende Ursache für die Längsteilung der Vförmigen Schleifen des Chromatins[3]. Nur so viel ist sicher, daß das Wesen der Kernteilung in der Teilung der Chromosomen beruht und daß die Protoplasmastrahlen der Kernspindel die Bewegungsrichtung der Chromosomen bestimmen. Sicher ist ferner, daß wir der Konstanz der Chromosomenzahl in den Körperzellen der Individuen ein und derselben Art, die bei den Vorgängen der Karyokinese durch die Längsteilung der Chromatinschleifen sorgfältig gewahrt wird, eine hohe Bedeutung für die Entwicklungsvorgänge beizumessen haben; durch den Vergleich dieser normalen Mitose mit der Teilungsweise des Chromatins in den Keimzellen (vgl. das folgende Kapitel) wird jene Bedeutung noch klarer werden. Aber durch welche innere Ursachen die wunderbar komplizierten Erscheinungen, die wir in der indirekten Kernteilung soeben kennen gelernt haben, bewirkt werden, darüber vermag uns die Wissenschaft von heute noch keinen Aufschluß zu geben. „Wir müssen gestehen, daß wir über die Art der Wechselwirkung zwischen Zelleib und Kern im speziellen nicht die geringste plausible Vorstellung zu entwickeln im stande sind. Es fehlen

---

[1] Wir werden auf diese Versuche im nächsten Kapitel näher einzugehen haben.

[2] Vgl. Henking, Über plasmatische Strahlungen (Verhandl. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1891, 29—36). Ferner Yves Delage, La structure du protoplasma etc. (1895) 75.

[3] Vgl. auch H. E. Ziegler, Untersuchungen über die Zellteilung (Verhandl. der Deutschen Zoolog. Gesellsch. 1895, 62—83). Eine Menge hypothetischer Erklärungsversuche für die Bildung der Kernfiguren der Karyokinese sind aufgestellt worden, ohne daß einer derselben einen erheblichen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen könnte. Dies gilt auch für den von Ziegler selbst zwischen jenen Figuren und den magnetischen Strahlenfiguren gezogenen Vergleich. — Yves Delage hat (a. a. O. 310—314) eine gute Zusammenstellung und Kritik der verschiedenen Theorien über die Ursachen der Zellteilung und der Bildung der Kernteilungsfiguren gegeben. Sogar von dem verhältnismäßig besten jener Erklärungsversuche, der Henking zum Urheber hat, bemerkt Y. Delage mit Recht, man könnte ebensogut den „Löwen", die „Wage" und den „Fisch" des Zodiakalkreises für einen wirklichen Löwen, eine wirkliche Wage und einen wirklichen Fisch erklären, wie manche Theoretiker ihre auf mechanischem Wege nachgebildeten Zellstrukturen und Kernteilungsfiguren für wirkliche Zellstrukturen und wirkliche Kernteilungsfiguren ausgeben.

uns hier die tatsächlichen Grundlagen zu einer Theorie."[1] Wer sich die verschiedenen Hypothesen, die von E. van Beneden, Heidenhain, R. Hertwig, Fol usw. über den Mechanismus der Mitose aufgestellt worden sind, näher interessiert, findet dieselben bei Wilson[2] zusammengestellt und kritisch gesichtet. Das Schlußergebnis lautet (S. 111): „Eine Übersicht über die vorhergehenden Tatsachen und Theorien zeigt, wie weit wir noch von jedem wirklichen Verständnis des Problems entfernt sind, das in dem Ursprung und in der Tätigkeitsweise der mitotischen Figur verborgen liegt."[3]

---

[1] Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Allgem. Tl, 1. Lfg, 153—154.

[2] The cell [2] 100—111.

[3] Vgl. ebd. Kap. 6: Some problems of cellorganisation.

Sechstes Kapitel.

Die Zellteilung in ihrer Beziehung zur Befruchtung und Vererbung.

Vorbemerkungen. Wegweiser bei dieser Untersuchung 86.

1. Die zu lösenden Probleme 88.

2. Die Reifungsteilungen der Keimzellen 90. Allgemeine Eigentümlichkeiten derselben. Die Reduktion der Chromosomenzahl 91. Verschiedene Formen der Reifungsteilung. Äquations- und Reduktionsteilung 92. Der eumitotische Typus 93. Der pseudomitotische Typus und dessen Unterabteilungen 95. Veranschaulichung der Reifungsteilungen der Eizelle 96.

3. Der normale Befruchtungsvorgang des tierischen Eis 97. Echinus-Typus und Ascaris-Typus der Kernvereinigung. Nähere Schilderung des Befruchtungsprozesses nach Boveri 99. Gleichmäßige Verteilung der chromatischen Kernelemente beider Eltern auf die Furchungszellen. Scheinbare Ausnahmen hiervon 101. Die Bedeutung des männlichen Centrosomas für die Befruchtung nach Boveri 103.

4. Die Erscheinungen der Überbefruchtung bei Tieren und der Doppelbefruchtung bei Pflanzen 105. Pathologische und physiologische Polyspermie. Die Doppelbefruchtung bei den Angiospermen 106.

5. Die Konjugationsvorgänge bei einzelligen Organismen und ihre Beziehung zum Befruchtungsproblem 107. Die Konjugation der Wimperinfusorien. Übergänge zwischen den Konjugationsprozessen niederer Organismen und den Befruchtungsprozessen höherer Organismen 108. Vergleichende Schlußfolgerungen 110.

6. Die natürliche Parthenogenese 111. Das verschiedene Verhalten der Richtungskörper und der Chromatinreduktion bei derselben 112. Schlußfolgerungen 114.

7. Die künstliche Parthenogenese 115. Übersicht über die einschlägigen Versuche und deren Erfolge. Abweichendes Verhalten der Strahlensphären 116. Bedeutung dieser Versuche für das Problem der Befruchtung 119. Morphologische und chemisch-physikalische Befruchtungstheorien 121.

8. Die Befruchtung kernloser Eistücke (Merogonie) 123. Übersicht über die betreffenden Versuche und deren Erfolge. Boveris „Organismus ohne mütterliche Eigenschaften“ 124. Zieglers Durchschnürungsversuche von Seeigeleiern 126. Die Bedeutung des Spermatocentrosomas für die Teilung der Eizelle 127.

9. Rückblick und Schlußfolgerungen 128. Das Wesen der normalen Befruchtung besteht in der Kernvereinigung von Ei- und Samenzelle 129. Vergleich mit den anormalen Befruchtungsvorgängen und der Parthenogenese 130. Ist das Wesen des Organismus in der Eizelle allein enthalten oder in der Samenzelle allein oder

in beiden 130? Warum müssen sich die Kerne zweier Keimzellen beim Befruchtungsvorgange vereinigen? Doppelter Zweck der Befruchtung 132. Erstens, die Anregung zur Entwicklung eines neuen Individuums. Verschiedene Theorien über die Verjüngung der organischen Substanz durch den Befruchtungsprozeß 133. Zweiter Zweck der Befruchtung: die kombinierte Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen 135. Die finale Bedeutung des Reduktionsvorganges. Die finale Bedeutung der Chromatinverteilung bei der Vereinigung der Geschlechtskerne 136. Die Chromosomen des Kerns als hauptsächliche materielle Träger der Vererbung 138. Boveris Theorie von der „Individualität“ der Chromosomen 139. Zweck der Qualitätenmischung, welche durch die Chromosomen im Befruchtungsprozeß vermittelt wird 141. Kritik der Weismannschen Anschauungen über die Amphimixis 142. Die Chromosomen als mutmaßliche Träger der „inneren Entwicklungsgesetze“ der Organismen 144.

Schon seit Aristoteles beschäftigte den menschlichen Forschergeist die Frage über das Problem der Befruchtung, durch welche in einer unterbrochenen Reihenfolge von Vererbungsvorgängen die elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen werden. In den letzten Jahrhunderten wogte der Streit zwischen den „Ovulisten“ und den „Animalkulisten“, von denen erstere die Eizelle, letztere die Samenzelle als das einzig oder wenigstens als das hauptsächlich maßgebende Element für die Erscheinungen der Befruchtung und der Vererbung erklärten, mit besonderer Lebhaftigkeit und wechselndem Kriegsglücke unentschieden hin und her. Beiden Parteien fehlten eben noch die tatsächlichen Anhaltspunkte für die Entscheidung jener Fragen; erst die moderne mikroskopische Forschung mit ihren äußerst feinen und sinnreichen Untersuchungsmethoden bot eine einigermaßen genügende Grundlage zur Lösung der Probleme der Befruchtung und der Vererbung. Wir wollen nun sehen, auf welche Seite das Zünglein der Wage nach den neuesten Forschungsresultaten sich neigt. Von großem Interesse ist hierbei die Wahrnehmung, daß manche der neueren Theorien der Befruchtung ganz auffallend der Anschauung des Aristoteles sich nähern, wonach das weibliche Element den Stoff für das neue Individuum, das männliche dagegen den Anstoß zur Entwicklung desselben bieten sollte. Diese Geistesverwandtschaft darf jedoch unser kritisches Urteil über jene Theorien keineswegs beeinflussen.

Kaum auf irgend einem andern Forschungsgebiete ist in den letzten Jahren so viel Neues beobachtet, experimentiert, spekuliert und publiziert worden wie auf jenem der Probleme der Befruchtung und ihrer Beziehung zur Vererbung[1]. Mit den eigentlich spekulativen Theorien wollen wir uns hier nicht beschäftigen, da sie noch allzusehr in der Luft schweben, sondern bloß mit dem naturwissenschaftlichen Material, aus welchem sie die Bau-

[1] Eine Übersicht der einschlägigen Literatur s. in den auf S. 87—88 zitierten Werken von Y. Delage, Korschelt und Heider, sowie bei E. B. Wilson.

steine für ihre theoretischen Gebäude hernehmen. Wir wollen sehen, wie diese Bausteine beschaffen sind und inwieweit es bisher gelungen ist, sie untereinander einigermaßen zusammenzufügen, so daß man eine Ahnung von der Gestalt des Baues erhalten kann, an dessen Vollendung künftige Geschlechter weiter arbeiten werden. Aber auch hier befinden wir uns in bedenklicher Ratlosigkeit. Wer soll uns als treuer und zuverlässiger Wegweiser bei dieser Untersuchung dienen? Wer soll uns über den Bauwert der Steine und über die Weise ihrer Zusammenfügung zu den Grundrissen künftiger Gebäude aufklären? Wenn wir als Führer nur einen der fleißigen Arbeiter wählen, so ist Gefahr vorhanden, daß er uns vorzugsweise nur auf die von ihm gebrochenen und behauenen Steine verweist und die Gründe, weshalb dieselben so und nicht anders verwertet werden dürfen, in allzu parteiischer Weise darstellt. Wählen wir dagegen mehrere Arbeiter als Führer, so ist zu besorgen, daß wir bei ihren Auseinandersetzungen auf Widersprüche stoßen, die wir nicht zu lösen vermögen. Wenden wir uns aber an einen der theoretisierenden Bauinspektoren, so ist die Gefahr unvermeidlich, daß dessen subjektive Kombinationen uns allzusehr für seine eigenen Ideen einnehmen und die vielleicht ebenso berechtigten Anschauungen anderer in den Hintergrund drängen. Wo finden wir also hier einen sog. „unparteiischen Sachverständigen?"

Unter den zahlreichen Publikationen, die auf diesem Gebiete neuerdings erschienen sind und viele Hunderte von Nummern umfassen, dürfte vielleicht keine besser geeignet sein, eine objektive und allseitige Aufklärung zu bieten als der allgemeine Teil von Korschelt und Heiders „Vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere"[1]. Die Verfasser haben nicht nur mit einem erstaunlichen Fleiße eine Unmasse von Tatsachen übersichtlich dargelegt, sondern auch mit großer Umsicht eine kritische Würdigung der betreffenden theoretischen Erklärungsversuche geboten. Auch das schon mehrfach in den früheren Kapiteln zitierte Werk von Y. Delage[2] ist zur Orien-

---

[1] Erste Lieferung, Jena 1902; Zweite Lieferung, ebd. 1903.

[2] La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale, Paris 1895. — Soeben erschien eine zweite Auflage des Buches (Paris 1903) unter dem Titel: L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Eine allerdings mit vielem Hypothetischen vermischte Darstellung der Theorien der Befruchtung gab Y. Delage in einem auf dem V. internationalen Zoologenkongreß zu Berlin (August 1901) gehaltenen Vortrage Les théories de la fécondation (Verhandl. d. V. internat. Zoologenkongresses, Jena 1902, 121—140). Ein von Boveri auf der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte im September 1901 gehaltener Vortrag, „Das Problem der Befruchtung" (separat Jena 1902), behandelt hauptsächlich die diesbezügliche Theorie Boveris. Derselbe Forscher hielt auf der 13. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft im Juni 1903 einen Vortrag „Über die

tierung über die vorliegenden Fragen von grundlegender Wichtigkeit, obwohl wir der eigenen théorie des causes actuelles des Verfassers keineswegs unbedingt beipflichten können. Eine sehr gute Übersicht über die Erscheinungen der Befruchtung und ihrer Beziehungen zur Vererbung bietet auch das Buch des Amerikaners E. B. Wilson[1]. Zum Vergleich der auf zoologischem Gebiete erzielten Ergebnisse mit den Verhältnissen im Pflanzenreiche leisten die Arbeiten von E. Strasburger[2] und J. Reinke[3] gute Dienste.

Unser Gedankengang wird der folgende sein: 1. Welche Probleme sind hier überhaupt zu lösen? 2. Wodurch unterscheiden sich die Reifungsteilungen der Keimzellen von den gewöhnlichen Vorgängen der indirekten Kernteilung? 3. Wie gestaltet sich der normale Vorgang der Befruchtung des tierischen Eis bei der Vereinigung von Ei- und Samenzelle? 4. Wie verhalten sich hierzu die Erscheinungen der „Überbefruchtung" im Tierreich und der „Doppelbefruchtung" im Pflanzenreich? 5. Welche Ähnlichkeit besteht zwischen den Befruchtungsvorgängen der vielzelligen Tiere und Pflanzen und den Konjugationserscheinungen bei einzelligen Organismen? 6. Welche Aufklärungen über das Befruchtungsproblem geben uns die Tatsachen der natürlichen Parthenogenese? 7. Die Versuche über künstliche Parthenogenese. 8. Die Befruchtungsversuche kernloser Eistücke. 9. Welche Schlußfolgerungen dürfen wir aus dieser ganzen Erscheinungsreihe ableiten für das Wesen der Befruchtung und für die Kenntnis der materiellen Träger der Vererbung?

1. Die zu lösenden Probleme.

Woher kommt es, daß die organischen Wesen auf Erden ihre Art fortzupflanzen vermögen? Diese Fähigkeit beruht auf dem Besitze eines Keimplasmas, welches das Mittel zur Arterhaltung ist. Bei den einzelligen Organismen ist das Keimplasma in ein und derselben Zelle enthalten, welche auch den Körper des Individuums darstellt; bei den mehrzelligen Tieren und Pflanzen sind es dagegen ganz bestimmte Keimzellen, aus denen der Leib des neuen Individuums hervorgeht. Das Plasma dieser Zellen, welches von Nägeli Idioplasma, von Weismann Keimplasma genannt wurde, ist daher der eigentliche materielle Träger der Vererbungserscheinungen.

Konstitution der chromatischen Kernsubstanz" (Verhandl. S. 10—33), in welchem er seine Anschauungen über die Individualität der Chromosomen entwickelte. Eine Reihe Arbeiten anderer Forscher wird im Verlauf dieses Kapitels noch zu zitieren sein. Ein gutes Referat über „das Problem der Vererbung" gab L. Kathariner in der Zeitschrift Natur und Offenbarung 1903, 513 ff.

[1] The cell in development and inheritance[2], New York 1902.

[2] Histologische Beiträge, 6. Hft: Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena 1900.

[3] Einleitung in die theoretische Biologie. Kap. 34: Morphologie der Befruchtung.

Weismann hat hierauf seine bekannte Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas gegründet[1]. Er stellt sich vor, daß in dem winzigen Klümpchen organischer Substanz der Keimzelle und speziell im Kern desselben die materiellen Bestimmungsstücke zur Bildung neuer Individuen enthalten seien und durch die Fortpflanzung von Generation auf Generation übertragen werden. Jene Bestimmungsstücke nannte er je nach ihrem Umfange Idanten, Iden, Determinanten, Biophoren; aus der gesetzmäßigen Anordnung der Biophoren sollten die Determinanten, aus diesen die Iden sich zusammensetzen, welche sämtliche Bestimmungsstücke für je ein Individuum enthalten, während aus den Iden endlich die Idanten sich kombinieren. Diese hypothetische Vorstellung Weismanns, nach welcher das Keimplasma gewissermaßen ein äußerst feines, kunstvolles Mosaikwerk ist, bildet die Grundlage seiner „Präformationstheorie"[2]. Ihr gegenüber stehen die neuen „epigenetischen"[3] Theorien von O. Hertwig, Y. Delage, Hans Driesch usw., welche nicht in materiellen Bestimmungsstücken, sondern in dynamischen Ursachen, z. B. in bestimmten chemisch-physikalischen Eigenschaften des Keimplasmas, die Entwicklungsweise desselben begründet sehen[4]. J. Reinke[5] hat hierzu noch die sog. Dominanten gefügt, welche nach Art teleologischer Entelechien die Tätigkeit der mechanischen Energien leiten und beherrschen. Auch Driesch[6] neigt einer ähnlichen Anschauung zu, indem er für die Autonomie der Lebensvorgänge eintritt, die durch mechanische Ursachen allein unerklärlich seien.

Alle diese Theorien, auf die wir hier nicht näher eingehen können, haben in Bezug auf unsern Gegenstand ein und dieselbe Frage zu beantworten: **Wie sind die morphologischen Vorgänge zu erklären, die uns bei den Erscheinungen der Befruchtung und Vererbung im Keimplasma entgegentreten?**

---

[1] Eingehend dargestellt ist dieselbe neuerdings von Weismann in seinen Vorträgen über Deszendenztheorie I, Jena 1902, 17. Vortrag, 378 ff.

[2] „Vorbildungstheorie", weil nach ihr alle Teile des künftigen Individuums bereits durch kleinste materielle Bestimmungsstücke im Keime vorgebildet oder vielmehr vorherbestimmt sind.

[3] Von Epigenesis, „Hinzubildung", weil nach diesen Theorien die einzelnen Entwicklungsvorgänge auf Neubildungen beruhen, die durch das Zusammenwirken dynamischer innerer Entwicklungsfaktoren mit äußeren Einwirkungen entstehen.

[4] Das Determinationsproblem, d. h. die Frage, ob Präformation oder Epigenese das Grundgesetz der organischen Entwicklung sei, erstreckt sich selbstverständlich nicht bloß auf den Beginn der Keimesentwicklung, sondern auf den ganzen Verlauf der Ontogenese (individuellen Entwicklung). Vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1. Lfg, 81—160.

[5] Vgl. dessen Buch: Die Welt als Tat[3], Berlin 1903, 275—292; ferner dessen Abhandlung: Die Dominantenlehre, in Natur und Schule 1903, Hft 6 u. 7.

[6] Vgl. besonders dessen Buch: Die organischen Regulationen, Leipzig 1901.

Eine weitere sehr wichtige Frage steht hierbei im Vordergrund des Interesses: Woher kommt es, daß bei den höheren Tieren und Pflanzen, welche eine zweigeschlechtliche Fortpflanzung aufweisen, die Eizelle allein oder die Samenzelle allein zur Embryonalentwicklung nicht ausreicht? Warum bedarf die Eizelle überhaupt einer „Befruchtung", um entwicklungsfähig zu werden? Ist ferner die Vereinigung jener beiden Keimzellen, die in der Befruchtung erfolgt, für den Beginn der Embryonalentwicklung als solchen nötig oder verfolgt sie den Zweck, die Vorteile einer zweiseitigen Vererbung, eine Mischung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften durch die zweigeschlechtliche Fortpflanzung, welche Weismann als Amphimixis bezeichnet hat, zu sichern? Welches sind endlich in den Keimzellen selbst die eigentlichen Träger der Vererbung? Dürfen wir die Chromosomen des Kerns als solche bezeichnen und mit welchem Rechte?

Diesen Fragen wollen wir nun vom Standpunkte der morphologischen Vorgänge, welche dem Auge des Mikroskopikers in den Keimzellen sich darbieten, etwas näher zu treten suchen. Wenn wir auch keine endgültige Aufklärung über dieselben geben können, so ist es doch von Wichtigkeit, zu sehen, wie weit die wissenschaftliche Forschung auf diesem Gebiete bisher vorangeschritten ist. Wir gehen dabei aus von den Reifungserscheinungen der Keimzellen.

2. Die Reifungsteilungen der Keimzellen.

Sowohl die Eizelle als die Samenzelle müssen, bevor sie zur Befruchtung fähig sind, eine zweimalige Teilung durchmachen, welche man als Reifungsteilungen bezeichnet. Betrachten wir dieselbe zuerst bei der Eizelle.

Was man gewöhnlich ein reifes Ei nennt, ist, wie Y. Delage treffend bemerkt, eigentlich erst die Großmutter der wirklichen Eizelle; man nennt das Ei in jenem Stadium eine Oocyte (Eizelle) erster Ordnung; durch die erste Reifungsteilung wird sie zur Oocyte zweiter Ordnung und durch die zweite Reifungsteilung zum befruchtungsfähigen Ei. Dieser doppelte Teilungsvorgang ist in mehrfacher Beziehung völlig verschieden von der gewöhnlichen Form der indirekten Zell- und Kernteilung, die wir im vorigen Kapitel (S. 74 ff) eingehend schilderten. Während bei der gewöhnlichen Zellteilung die Mutterzelle zwei gleich große Tochterzellen liefert, die durch abermalige Teilung vier äquivalente Enkelzellen erzeugen, entstehen durch die beiden Reifungsteilungen der Eizelle neben einer großen Zelle, der Eizelle selbst, zwei oder eigentlich drei[1] winzig kleine Zellen oder Zellstücke, die

[1] Das erste Richtungskörperchen teilt sich nämlich oft nach seinem Austritt aus der Eizelle noch einmal, so daß mit dem zweiten Richtungskörperchen im ganzen drei kleine Teilstücke neben der Eizelle sich bilden.

man „Richtungskörperchen" genannt hat. Während ferner bei der gewöhnlichen Form der indirekten Zell- und Kernteilung zwischen zwei Teilungen ein Ruhezustand eintritt, in welchem der Zellkern seine normale Gestalt wieder annimmt, fehlt zwischen den beiden Reifungsteilungen der Eizelle ein solches Ruhestadium: auf die erste Teilung folgt meist unmittelbar die zweite, und man hat daher die Abschnürung der beiden Richtungskörperchen von der Eizelle mit Recht „überstürzte Zellteilungen" genannt. Während endlich bei der normalen Form der indirekten Kernteilung die ursprüngliche Zahl der Chromosomen auch in den Tochterkernen konstant dieselbe bleibt (vgl. oben S. 77 ff), treffen wir bei den Reifungsteilungen der Eizelle die merkwürdige Erscheinung, daß der Kern der fertigen Eizelle nach der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen nur noch die Hälfte der Chromosomenzahl besitzt, welche in den Körperzellen desselben Individuums sich findet; zugleich wird meist die ursprüngliche Chromatinmenge des Kerns auf ein Viertel ihres ehemaligen Gehaltes herabgesetzt. Aus diesem Grunde, namentlich aber wegen der Reduktion der ursprünglichen Chromosomenzahl, die bei den Reifungserscheinungen der Eizelle sich zeigt, spricht man hier von Reduktionsvorgängen, welche für das Problem der Befruchtung von großer, später darzulegender Bedeutung zu sein scheinen.

Wie die Eizelle, so macht auch die Samenzelle bei ihrer Reifung einen zweimaligen Teilungsvorgang durch. Aus der Spermatocyte erster Ordnung gehen durch indirekte Kernteilung zwei Spermatocyten zweiter Ordnung hervor, und aus jeder von diesen wieder zwei Spermatiden oder fertige Samenzellen, so daß auch hier die Keimzelle erster Ordnung vier Abkömmlinge liefert. Aber während bei der Eizelle die vier Endteilungsprodukte der Oocyte erster Ordnung unter sich ungleich groß und ungleichwertig sind, so daß nur eines derselben, die reife Eizelle selber, für das Befruchtungsproblem in Frage kommt, entstehen aus der Spermatocyte erster Ordnung meist[1] vier unter sich gleichwertige Samenzellen, deren jede ein Ei zu befruchten befähigt ist.

Von Wichtigkeit ist die Tatsache, daß auch am Schlusse der Reifungsvorgänge der Samenzellen ebenso wie bei jenen der Eizellen die ursprüngliche Chromosomenzahl reduziert erscheint, so daß die reife Samenzelle ebenso wie die reife Eizelle nur die Hälfte der Chromosomenzahl der Körperzellen desselben Individuums

[1] Wir sagen „meist", weil neuerdings Meves bei den Reifungsteilungen von Samenzellen ebenfalls eine Bildung von Richtungskörperchen beobachtet haben will. Vgl. F. Meves, Richtungskörper in der Spermatogenese (Mitteil. Verein Schleswig-Holsteiner Ärzte XI [1903] Nr 6); Über „Richtungskörperbildung" im Hoden von Hymenopteren (Anatom. Anzeiger XXIV [1903] 29 ff).

und derselben Art enthält[1]. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung für die Befruchtung werden wir weiter unten zurückkommen.

Über die Art und Weise, wie und wann die Reduktion der Chromosomenzahl sowohl in den Eizellen als in den Samenzellen zu stande kommt, gehen die Ansichten der Forscher weit auseinander, was teilweise aus der Verschiedenheit der Objekte erklärlich ist, an denen sie ihre Untersuchungen anstellten. Zur Orientierung über die hier obwaltenden Verhältnisse geben wir nur einen summarischen Überblick, wobei wir uns hauptsächlich auf Korschelt und Heider (S. 572 ff) stützen[2].

Theoretisch muß man unter den Reifungsteilungen der Keimzellen zwei verschiedene Formen unterscheiden: Weismanns Äquations- und Reduktionsteilung. Erstere erfolgt nach den gewöhnlichen Gesetzen der Karyokinese, bei welcher die einzelnen Chromosomen des Mutterkerns längsgespalten werden und damit auch die Konstanz der Chromosomenzahl in den Tochterkernen gewahrt bleibt, weshalb sie als „Gleichteilung" (Äquationsteilung) bezeichnet wird. Ihr gegenüber steht die Reduktionsteilung; bei dieser werden ganze Chromosomen auf die beiden Tochterkerne verteilt, so daß bei dieser Form der Teilung eine Reduktion der ursprünglichen Chromosomenzahl, und zwar auf die Hälfte des ursprünglichen Bestandes, eintritt.

Sind beide aufeinander folgenden Teilungen der Keimzelle Äquationsteilungen, so nennt man die ganze Reifungsteilung eine eumitotische, weil sie nach dem Typus der normalen Mitose erfolgt[3]. Ist dagegen wenigstens die eine der beiden Teilungen eine Reduktionsteilung, so

---

[1] Nebenbei sei erwähnt, daß man bei Reifungsteilungen der Samenzellen mancher Tiere, besonders unter den Insekten, auch das Auftreten von sog. akzessorischen Chromosomen beobachtet hat, über deren eigentliche Bedeutung sich vorläufig nichts Bestimmtes aussagen läßt (s. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 601). R. de Sinéty S. J. hat neuerdings in seinem Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, Lierre 1901, das Schicksal der akzessorischen Chromosomen besonders eingehend verfolgt; ebenso auch der Amerikaner Sutton (1900 u. 1902) bei einer Heuschrecke *(Brachystola magna)*. Wir werden im Schlußabschnitt dieses Kapitels nochmals auf die akzessorischen Chromosomen zurückkommen.

[2] Auch Boveri nennt in einer neueren Arbeit (Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz, in den Verhandl. der Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1903, 26) die Darstellung des Reduktionsproblems durch diese beiden Autoren eine „mustergültige".

[3] Auf die weiteren Verschiedenheiten des „homöotypischen" und „heterotypischen" Modus der eumitotischen Teilung können wir uns hier nicht einlassen. Beim ersteren tritt eine wirkliche Trennung der Spalthälften der Chromosomen ein, beim letzteren bleiben sie mit ihren Enden zusammenhängend, so daß die zwei Schleifenstücke einen Ring bilden.

nennen wir mit Korschelt und Heider den ganzen Vorgang der Reifungsteilung einen pseudomitotischen. Innerhalb dieses Typus sind wiederum dreierlei Fälle zu unterscheiden. Entweder folgt die Reduktionsteilung auf die Äquationsteilung, und dann sprechen jene Autoren von einer Postreduktionsteilung; oder die Reduktionsteilung geht der Äquationsteilung vorher, und dann haben wir eine Präreduktionsteilung; oder endlich beide Teilungen sind Reduktionsteilungen, und dann müßte man den Verlauf als Bireduktionsteilung[1] bezeichnen.

Diese verschiedenen Formen der Reifungsteilung gestalten sich auch ganz verschieden in Bezug auf die Reduktionsfrage, d. h. auf das Problem, wann und wie die tatsächlich feststehende Herabsetzung der ursprünglichen Chromosomenzahl der Körperzellen auf die Hälfte jener Zahl in den am Schlusse des Reifungsvorganges angelangten Ei- und Samenzellen stattfindet. Bei der eumitotischen Reifungsteilung erfolgt jene Reduktion nicht während der Reifungsteilungen, sondern schon vorher. Die Oocyten und Spermatocyten erster Ordnung haben hier bereits die reduzierte Chromosomenzahl, bevor sie sich zur weiteren Teilung anschicken. Über das wie dieses Reduktionsvorganges ist man noch völlig im dunkeln, größtenteils auch über das wann desselben. Bei manchen Tieren und Pflanzen scheint er schon sehr früh zu erfolgen, nämlich in den der Bildung der Keimzellen vorausgehenden Zellgenerationen[2]. Bei der pseudomitotischen Reifungsteilung dagegen wird die Chromatinreduktion durch einen oder beide Teilungsvorgänge selber bewirkt; aber auch hier herrscht über das wie noch wenig Klarheit, da die Deutungen der mikroskopischen Bilder bei verschiedenen Autoren oft sehr verschieden sind.

Die tatsächlichen Befunde verhalten sich zu den oben skizzierten theoretischen Klassen der Reifungsteilung folgendermaßen.

Der eumitotische Typus, bei dem beide Reifungsteilungen durch Längsspaltung der Chromosomen erfolgen und bei dem daher durch diese Teilungsvorgänge selbst keine Reduktion der Chromosomenzahl bewirkt wird, scheint sowohl im Tierreich als im Pflanzenreich eine sehr weite Verbreitung zu haben. Es dürfte nach der Ansicht einiger Autoren sogar nicht ausgeschlossen sein, daß er eine allgemeine Geltung erlangte, falls es gelingen

[1] Dieses für die zweimalige Reduktionsteilung nach Analogie der vorigen Termini gebildete Wort haben wir uns erlaubt, hier beizufügen.

[2] Vgl. hierüber Wilson, The cell² 272 ff. Ferner Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung ꝛc., Jena 1900, 81 ff. Es sei noch bemerkt, daß Strasburger die reduzierte Chromosomenzahl der Keimzellen nicht als die „reduzierte“, sondern als die „ursprüngliche“ ansieht. Dies mag vielleicht phylogenetisch zutreffen, ontogenetisch läßt es sich, wenigstens für die vielzelligen Tiere, schwerlich aufrecht halten.

würde, die bisher im pseudomitotischen Sinne gedeuteten mikroskopischen Bilder nach jener ersteren Theorie zu erklären.

Boveri, nach dessen bahnbrechenden Untersuchungen an *Ascaris* und andern Tieren die eumitotische Reifungsteilung auch den Namen des Boverischen Typus erhalten hat, tritt mit aller Entschiedenheit dafür ein, daß die Zahlenreduktion der Chromosomen nicht während der Reifungsteilungen und durch dieselben, sondern vielmehr vorher erfolgt, indem die Zahl der in den Oocyten und Spermatocyten erster Ordnung vorhandenen Chromosomen bereits eine — im Vergleich zu den Körperzellen desselben Individuums — um die Hälfte verminderte ist. Die zwei Chromosomen, die in den Keimzellen erster Ordnung des Spulwurms, *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*, eines klassisch gewordenen Untersuchungsobjektes, auftreten, bilden sog. Vierergruppen (Tetraden), indem jedes der beiden Chromosomen aus vier Chromatinkörnern besteht[1], die von Boveri durch zweimalige Längsspaltung des ursprünglichen Chromosoms erklärt werden. Diese ist schon vorbereitet im Kern der Keimzellen erster Ordnung und wird durch die beiden nun folgenden Reifungsteilungen nur ausgeführt, so daß schließlich die reife Eizelle und die reife Samenzelle je zwei Chromosomen in ihrem Kern erhalten, also dieselbe Zahl, welche schon anfangs vorhanden war, während die Körperzellen desselben Tieres vier Chromosomen aufweisen.

Für den eumitotischen Typus der Reifungsteilungen der Keimzellen sprechen auch die Untersuchungen zahlreicher anderer Zoologen, wie jene von O. Hertwig und A. Brauer an *Ascaris*, von Meves, McGregor, Janssens, Eisen, Carnoy und Lebrun an Amphibien, von Ebner und v. Lenhossek an der Ratte, von de Sinéty an Orthopteren usw. Neuerdings äußern sich auch manche hervorragende Botaniker, insbesondere Strasburger[2], mit dessen Ansicht auch die Untersuchungen von

---

[1] Es könnte vielleicht nahe liegen, deshalb hier die Zahl 8 für die Chromosomen des Kerns der Keimzelle erster Ordnung anzunehmen, wie es z. B. Kathariner in seinem Referate in der Zeitschrift Natur und Offenbarung 1903, 524 527 tut. Diese Auffassung führt jedoch zu folgenden Schwierigkeiten. Erstens würde dann bei *Ascaris megalocephala* var. *bivalens* die Keimzelle erster Ordnung die doppelte Chromosomenzahl von den Körperzellen derselben Varietät enthalten. Zweitens würde durch die zweimalige Reifungsteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel der ursprünglichen Chromosomenzahl erfolgen. Wir schließen uns daher lieber der Auffassung Boveris an, welcher die zwei Vierergruppen nur als zwei Chromosomen betrachtet und diese Zahl bereits als die auf die Hälfte reduzierte (im Vergleich zur Chromosomenzahl der Körperzellen) ansieht.

[2] Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., 1900. Siehe ferner auch dessen neueste Mitteilung „Über Reduktionsteilung" in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissensch. Berlin XIV (1904).

Guignard, Mottier, Juel usw. übereinstimmen, ganz entschieden dahin, daß die Reifungsteilungen im Pflanzenreiche dem eumitotischen Typus angehören, indem sie durch zweimalige Längsspaltung der Chromosomen erfolgen, und daß die Zahlenreduktion der Chromosomen bereits vor den Reifungsteilungen, nämlich im Embryosack oder bei der Pollenbildung vor sich gehe.

Die pseudomitotische Reifungsteilung ist bisher hauptsächlich an Gliederfüßern (Arthropoden) beobachtet worden. Die Postreduktionsteilung, bei welcher die erste der beiden Reifungsteilungen eine Äquationsteilung, die zweite eine Reduktionsteilung ist, hat auch den Namen Weismannscher Typus erhalten, da letzterer Forscher — allerdings hauptsächlich aus theoretischen Gründen zu Gunsten seiner Vererbungslehre — für dieselbe besonders nachdrücklich eintrat. Bei der Eireife der Ruderfüßer (Kopepoden) unter den Krustentieren haben Rückert und V. Haecker zwölf Vierergruppen (Tetraden) beobachtet, welche jedoch nur bei der ersten Reifungsteilung eine Längsspaltung, bei der zweiten dagegen eine Querspaltung zeigen sollen; letzterer Vorgang wäre dann eine Reduktionsteilung im Sinne Weismanns. Ähnliche Erscheinungen beschrieb vom Rath auch bei der Eireifung der Maulwurfsgrille *(Gryllotalpa)*; nach Korschelt und Heider (S. 586) ist es jedoch noch nicht entschieden, ob die zweite Teilung hier eine wirkliche Reduktionsteilung darstellt. Auch bei manchen andern Insekten hat in den letzten Jahren die Postreduktionsteilung ihre Verfechter gefunden, wobei jedoch ausdrücklich bemerkt werden muß, daß die Deutung der zweiten Teilung als Reduktionsteilung keine ganz sichere ist; so wurden beispielsweise dieselben mikroskopischen Vorgänge bei der Samenreifung der Orthopteren, welche McClung[1] (1900) für die Reduktionsteilung in Anspruch nahm, von de Sinéty neuerdings (1901 und 1902) für eine zweimalige Längsspaltung im Sinne des eumitotischen Typus erklärt.

Sowohl bei der Spermatogenese als bei der Oogenese einiger systematisch weit voneinander entfernten Tierformen ist jene Art der Reifungsteilung beschrieben worden, die wir oben als Präreduktionsteilung bezeichneten, bei welcher die Reduktionsteilung der Äquationsteilung vorausgeht. Diese Teilungsweise hat nach ihrem Entdecker Korschelt, der sie bei der Eireifung eines Ringelwurms *(Ophryotrocha puerilis)* beobachtete, auch den Namen Korscheltscher Typus erhalten. Henking und Paulmier geben diese Art der Reifungsteilung bei mehreren Gattungen der Hemipteren (Wanzen) an, Montgomery neuerdings für eine Reihe von Hemipteren und für den rätselhaften *Peripatus*.

---

[1] S. auch dessen neuere Arbeit: The Spermatocyte divisions of the Locustidae (Kansas Univ. Science Bullet. I [1902], n. 8, 185—231 mit 4 Tafeln).

Die Bireduktionsteilung endlich, bei welcher beide Reifungsteilungen der Keimzellen Reduktionsteilungen sein sollen, ist von Julin für die Eireifung einer Ascidie *(Stylopsis)* beschrieben worden, von Wilcox für die Samenreifung einer Wanderheuschrecke *(Caloptenus)* usw. Aber hier gilt noch mehr, was wir schon zu den vorigen Teilungsformen bemerkten, daß nämlich die Deutung der betreffenden mikroskopischen Bilder keineswegs eine zweifellose ist.

Wir haben uns nun schon lange genug bei den verschiedenen Theorien aufgehalten, welche über die Reifungsvorgänge der Keimzellen aufgestellt wurden.



Fig. 15.



Fig. 16.

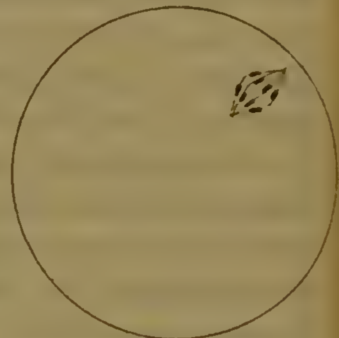


Fig. 17.

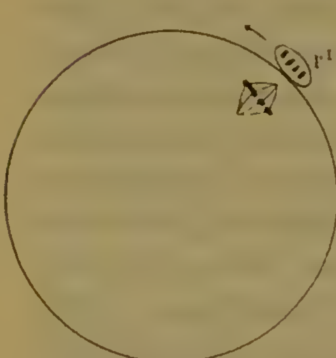


Fig. 18.

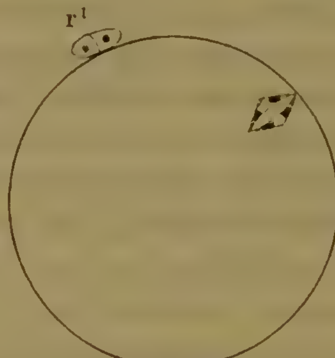


Fig. 19.

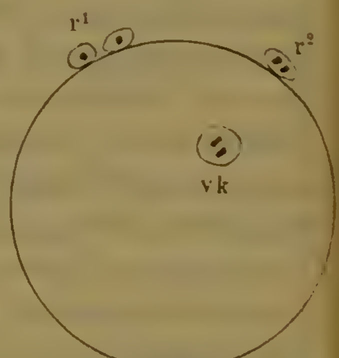


Fig. 20.

Schematische Darstellung der Reifungsteilungen der Eizelle.
r^1 = erstes Richtungskörperchen; r^2 = zweites Richtungskörperchen; vk = weiblicher Vorkern.
(Siehe Erklärung der Figuren im Text.)

Zur Veranschaulichung des Reifungsvorgangs der Eizelle und der Bildung der Richtungskörper, die ihn begleitet, führen wir unsern Lesern nunmehr ein schematisches Beispiel vor Augen, welches unter den oben erwähnten Formen der Reifungsteilung der Postreduktionsteilung entspricht. Wir bemerken jedoch ausdrücklich, daß dieses Beispiel auch insofern bloß einen schematischen Wert haben soll, als es die erste Teilung als Äquationsteilung, die zweite dagegen als Reduktionsteilung möglichst einfach darstellt. Man vergleiche hierzu die beifolgenden Figuren 15—20.

Nehmen wir an, die „Eizelle erster Ordnung" habe vor dem Beginn des Teilungsprozesses vier Chromosomen in ihrem Kern, dem Keimbläschen,

besessen, das nun gegen die Peripherie der Zelle rückt (Fig. 15). Alsbald ordnen sich die Chromosomen des Kerns in der früher (Kap. 5, S. 76 ff) näher beschriebenen Weise zu einer Äquatorialkrone in der Mitte einer achromatischen Kernspindel an (Fig. 16), teilen sich der Länge nach, und die Tochterchromosomen rücken gegen die Pole der Kernspindel (Fig. 17). Diese erste Kernteilung ist somit eine „Äquationsteilung" von gewöhnlicher Art, keine „Reduktionsteilung". Die obere Gruppe von vier Chromosomen wird nun mit dem zugehörigen Centrosom der Eizelle gegen die Peripherie der Zelle gedrängt und tritt hier, von einem kleinen Quantum Protoplasma umgeben, aus der Eizelle aus (Fig. 18). Das erste Richtungskörperchen (r^1 in Fig. 18) ist hiermit gebildet und abgeschnürt. Unterdessen formt sich um die im Eikern zurückgebliebenen vier Chromosomen sofort abermals eine neue Kernspindel (Fig. 18); diesmal unterbleibt jedoch die Längsteilung der Chromosomen; dieselben ordnen sich in zwei Gruppen von je zwei Chromosomen (Fig. 19), die obere Gruppe rückt an die Peripherie der Eizelle und wird mit einem kleinen Stückchen Protoplasma als zweites Richtungskörperchen (r^2 in Fig. 20) aus der Eizelle ausgestoßen. Diese zweite Kernteilung war somit eine Reduktionsteilung; denn der Kern der Eizelle, der jetzt seine frühere Gestalt wieder annimmt und in diesem Stadium weiblicher Vorkern (vk in Fig. 20) heißt, hat nur noch zwei statt der ursprünglichen vier Chromosomen. Wenn nun unterdessen das erste Richtungskörperchen sich nochmals geteilt hat (r^1 in Fig. 19 u. 20), sind durch die beiden Reifungsteilungen der Eizelle eine große und drei kleine Zellen entstanden, von denen nur die erste, die jetzt zur Befruchtung vorbereitete Eizelle, für uns von Interesse ist[1].

3. Der normale Befruchtungsvorgang des tierischen Eis.

Wir wenden uns jetzt zum Befruchtungsprozesse selber, wie er uns bei der normalen Befruchtung tierischer Eier durch das Mikroskop enthüllt wurde. O. Hertwig war der erste, dem es im Jahre 1875 gelang, den Schleier zu lüften, der über diesen Erscheinungen Jahrtausende lang geruht hatte. An den Eiern niederer Meerestiere, der Seeigel *(Echinus)*, konnte er beobachten, daß bei der Befruchtung eine fadenförmige Samenzelle in das Ei eindringt, daß der Kopf der Samenzelle in einen sog. männlichen Vorkern sich verwandelt und mit dem Kern der Eizelle, dem sog.

[1] Über das spätere Verhalten der Richtungskörperchen (Polzellen, *globules polaires*) und ihre Bedeutung vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 549 ff. Dort ist auch die Ansicht von Petrunkewitsch besprochen, nach welcher die Richtungskörper bestehen bleiben und das Material für die Anlage der Keimdrüsen des künftigen Embryo liefern sollen. Sicheres ist darüber noch nicht bekannt.

weiblichen Vorkern, sich vereinigt. Durch diese Kernvereinigung wird der normale Befruchtungsvorgang vollzogen; denn durch sie entsteht der Furchungskern der befruchteten Eizelle, die sich alsbald mittels der Kernspindel des Furchungskerns zu teilen beginnt und dadurch die beiden ersten „Furchungskugeln" (Blastomeren) liefert, aus deren weiteren Teilung alle Gewebe und Organe des neuen Individuums hervorgehen.

So einfach der Befruchtungsvorgang nach dieser Schilderung auf den ersten Blick erscheint, so ungeheuer mannigfaltig erweist er sich trotzdem bei verschiedenen Tier- und Pflanzenarten; auch sind die Ansichten der Forscher über die Rolle, welche der Zellkern, das Centrosom und das Eiplasma bei dem Befruchtungsvorgange spielen, noch bis heute sehr geteilt. Korschelt und Heider widmen in ihrer „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere" (Allgemeiner Teil 628 ff) der Schilderung dieser Erscheinungen mehr als 100 Seiten. Wir müssen uns hier selbstverständlich auf das Allernotwendigste beschränken, um unsern Lesern einen Einblick in das Wesen der Befruchtung und der Vererbung zu ermöglichen.

Die Eizelle ist meist — auch wenn sie wie bei den Seeigeln nur $^1/_{10}$ mm im Durchmesser hat — immerhin im Vergleich zur Samenzelle riesig groß zu nennen; dies gilt namentlich für die dotterreichen Eier vieler Tiere, die in ihrem Eiplasma eine bedeutende Menge Nährmaterial aufspeichern, das für die Entwicklung des künftigen Embryos verbraucht werden soll. Die Samenzellen hingegen gehören zu den kleinsten Zellen im organischen Reiche[1]; denn ihre Aufgabe besteht nur darin, die Eizelle aufzusuchen und zu befruchten. Daher beschränkt sich ihr Protoplasmaleib meist auf eine fadenförmige Geißel, die als Fortbewegungsorgan dient, während der verdickte Kopf der Geißel den Kern der Samenzelle darstellt; zwischen Kopf und Schwanz liegt ein sog. Mittelstück, welches das Centrosom der Samenzelle umschließt. Trotz der ungeheuern Verschiedenheit, die zwischen Ei- und Samenzelle in Größe und Gestalt besteht, sind aber doch die Kerne beider untereinander insofern völlig gleichwertig, als sie dieselbe Zahl von Chromosomen enthalten; denn sowohl der weibliche wie der männliche Vorkern besitzen jeder die Hälfte der Chromosomenzahl, die in den Körperzellen der betreffenden Tier- und Pflanzenart sich findet. Diese Tatsache, welche wir bereits oben, bei den Reifungsteilungen der Keimzellen feststellten, wird sich für das Verständnis des Wesens der Befruchtung und Vererbung bedeutungsvoll erweisen.

Bei der Vereinigung des männlichen und weiblichen Vorkerns zum Furchungskern der befruchteten Eizelle braucht keineswegs eine wirkliche Ver-

---

[1] Bei den Säugetieren messen sie (ohne den Schwanzfaden) oft nur 0,003 mm. Vgl. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie[6] (1903) 50.

schmelzung beider Kerne einzutreten; im Gegenteil, vielfach bleiben die beiden Kerne mit ihren Chromosomen voneinander deutlich geschieden und lagern sich nur dicht aneinander, um dann gemeinsam die erste Furchungsspindel zu bilden. Wir können mit Korschelt und Heider (S. 682) demnach zwei Haupttypen des Befruchtungsvorgangs unterscheiden. Der erste ist der sog. *Echinus*-Typus, der seinen Namen von den Seeigeln *(Echinus)* erhalten hat, bei denen er durch O. Hertwig (1875—1878) zuerst beschrieben wurde; hier erfolgt eine eigentliche Verschmelzung der beiden Vorkerne zu einem einzigen, ruhenden Furchungskern, der dann erst seine Teilung beginnt. Es sei jedoch ausdrücklich bemerkt, daß die Chromosomen der beiden Vorkerne auch hier nicht miteinander verschmelzen, sondern sich nur dicht aneinander lagern. Der zweite Typus ist der sog. *Ascaris*-Typus, der seinen Namen dem Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala*, verdankt, bei welchem er durch E. van Beneden 1883 zuerst festgestellt wurde[1]; hier bleiben die beiden Vorkerne selbständig und legen sich nur nahe nebeneinander, um gemeinsam die erste Furchungsspindel zu liefern; in dieser erst lösen sie sich auf und verteilen dann ihre Chromosomen durch Längsspaltung auf die zwei Tochterkerne. Beide Typen haben eine zahlreiche Gefolgschaft im Tierreich, und zwar in den verschiedensten Stämmen und Klassen desselben; sie können sogar bei sehr nahe verwandten Formen sich finden, ja nach Boveri (1890) und Klinckowström (1897) selbst innerhalb ein und derselben Tierart vorkommen.

Für die nähere Schilderung der normalen Befruchtungserscheinungen wählen wir den letzteren Typus, da er den Vorteil besitzt, die gleichmäßige Verteilung der von väterlicher und von mütterlicher Seite kommenden Chromosomen bei der Furchung der befruchteten Eizelle klarer zu zeigen und dadurch das Rätsel der Vererbung zu beleuchten. Boveri hat in seinem Vortrag „Das Problem der Befruchtung" (Jena 1902) eine schematische Darstellung der Befruchtung nach dem *Ascaris*-Typus[2] gegeben, welchem wir hier im wesentlichen folgen und auch die Abbildungen Boveris vorführen (Tafel I, Fig. 1—7). Der Eikern ist in denselben blau, der Spermakern rot gezeichnet, um die beiden Kerne und die von ihnen stammenden Chromosomen der Furchungsspindel leichter unterscheiden zu können.

[1] O. Hertwig hat an *Mitrocoma* und *Aequorea* (zu den Faltenquallen unter den Coelenteraten gehörig) vielleicht schon 1875—1878 diesen Typus beobachtet (Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 681.)

[2] Wir sagen „nach dem *Ascaris*-Typus"; denn in vielen Einzelheiten weicht dieses Schema von den durch E. van Beneden, O. Hertwig, Carnoy, Boveri usw. an *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*, angestellten Beobachtungen ab. Insbesondere sei bemerkt, daß bei *Ascaris* keine Abstoßung des Schwanzfadens des Spermatozoons erfolgt, sondern die ganze, hier kegelförmig gestaltete, Samenzelle in das Eiplasma aufgenommen wird.

Der Kern der fertigen Eizelle, der nach Abschluß der Reifungsteilungen weiblicher Vorkern heißt, rückt von der exzentrischen Stellung, die er während der Richtungskörperbildung einnahm, wiederum gegen die Mitte der Zelle zurück (Taf. I, Fig. 1). Während dieser Vorgänge[1] ist bereits ein Spermatozoon in das Ei eingedrungen (Taf. I, Fig. 1 oben). Nur sein Kopf und das hinter demselben befindliche Mittelstück haben dieses Schicksal; der Schwanzfaden, der den Protoplasmaleib der Samenzelle darstellt, wird meist abgestoßen oder bald vom Protoplasma der Eizelle aufgelöst[2]. Nun beginnt der Spermatozoenkopf samt dem Mittelstück eine Rotationsbewegung, durch die er sich mit letzterem um 180° dreht. Jetzt ist das Mittelstück, das früher hinter dem Spermakopfe lag, vor demselben; das in ihm enthaltene Spermatocentrosoma (Centrosoma der Samenzelle) wird nun sichtbar und entfaltet um sich einen Kranz von protoplasmatischen Strahlen (Taf. I, Fig. 2), die sog. „Spermasonne", die hier nur klein dargestellt ist, manchmal aber über den größten Teil des Eis sich erstrecken kann. Jetzt beginnt auch eine merkwürdige Umgestaltung des ehemaligen Spermatozoenkopfes. Er fängt an — wie Y. Delage glaubt, durch Wasseraufnahme aus dem Eiplasma — immer mehr anzuschwellen und seine Kernnatur durch Ausbildung eines Chromatingerüstes zu zeigen (Taf. I, Fig. 3 u. 4), bis er endlich als männlicher Vorkern (Taf. I, Fig. 5) dem weiblichen Eikern ebenbürtig geworden ist. Unterdessen hat auch das Spermatocentrosoma eine Reihe weiterer Veränderungen durchgemacht. Es teilt sich (Taf. I, Fig. 3), die beiden Teilcentrosomen stellen sich seitlich von den beiden Zellkernen auf (Taf. I, Fig. 4) und entwickeln ihre Strahlensphären (Taf. I, Fig. 5). Nun schreitet die chromatische Substanz der beiden aneinander liegenden Vorkerne zur Umwandlung ihres Chromatingerüstes, um die erste Furchungsteilung der Eizelle vorzubereiten; jeder der beiden Kerne bildet eine gleiche Anzahl von Chromatinschleifen aus, die in Größe und Gestalt einander meist ebenfalls gleichen. Im vorliegenden Falle (Taf. I, Fig. 6), wie er z. B. beim Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*, sich zeigt, besitzen beide Kerne je zwei solcher Chromatinschleifen oder Chromosomen, und jeder zählt die Hälfte der in den Körperzellen desselben Tieres vorhandenen Chromosomenzahl. Jetzt beginnt die Bildung der sog. Furchungsspindel, aus der die erste Teilung der befruchteten Eizelle und hiermit das erste Stadium der künftigen Embryonalentwicklung hervorgehen soll. Jedes der beiden Chromosome der elterlichen Kerne teilt sich der Länge nach in zwei Hälften, die in der Mitte der durch

[1] Im einzelnen sind die Verhältnisse sehr verschieden. Bei manchen Tieren erfolgen die Reifungsteilungen des Eis schon vor dem Eindringen des Spermatozoons, bei andern während oder nach demselben (vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 630—632).

[2] Vgl. übrigens oben S. 99 A. 2.

die Centrosomen gebildeten Kernspindel sich anordnen (Taf. I, Fig. 7). Hierauf rücken die vier Tochterchromosomen der linken Seite, zwei vom väterlichen und zwei vom mütterlichen Kerne stammend, zum linken Pol der Spindel, während die entsprechenden vier Tochterchromosomen der rechten Seite ebenso zum rechten Spindelpol wandern und dort die beiden Tochterkerne der ersten zwei Furchungskugeln (Blastomeren) des Embryos bilden. Jede der beiden ersten Tochterzellen erhält somit vier Chromosomen in ihrem Kern, zwei von väterlicher und zwei von mütterlicher Seite. So kommt es, daß von den Zellen des Embryos, die durch fortgesetzte indirekte Kernteilung aus der befruchteten Eizelle hervorgehen, jede eine gleiche Zahl von väterlichen und mütterlichen Chromosomen enthält, und zwar jede eine gleiche Chromosomenzahl, wie diejenige in den Körperzellen der Eltern war, oder mit andern Worten, jede die doppelte Chromosomenzahl von derjenigen, die im männlichen oder im weiblichen Vorkerne gewesen. Es hat somit ganz den Anschein, als ob durch diesen Vorgang eine gleichmäßige Vererbung der Kernelemente beider Eltern auf die Nachkommen gesichert werden sollte.

Hier muß übrigens eine auch von andern Forschern später bestätigte Beobachtung Boveris an *Ascaris megalocephala* noch erwähnt werden[1], welche das obige Ergebnis einigermaßen modifiziert, ihm dafür aber eine um so größere Bedeutung für die Vererbungsfrage verleiht. Vom zweizelligen Furchungsstadium an unterscheiden sich nämlich bei *Ascaris* die Zellen der Keimbahn des neuen Individuums durch charakteristische Unterschiede der Kerne und der Kernteilungsvorgänge von den übrigen Körperzellen desselben Embryos. Nur die zur Erzeugung der Keimzellen bestimmten Furchungskugeln behalten die ursprünglichen Chromosomen, die sie aus der befruchteten Eizelle erhielten, in unveränderter Form bei, während in jenen Furchungsabschnitten, welche die somatischen Zellen (Körperzellen) liefern, beim Beginn ihrer Kernteilung die verdickten Enden der Chromosomen abgestoßen werden und der übrige Teil der Chromatinschleifen sich in eine später wieder erscheinende Anzahl kleinerer Stücke auflöst. Diese Erscheinung dürfte darauf hindeuten, daß nur in den Keimbahnen die Kontinuität des Keimplasmas vollständig gewahrt bleibt[2], während in den Bahnen der Körperzellen mannigfaltige Abweichungen auftreten können. Tatsächlich pflegen ja die Individuen, die von demselben Elternpaare abstammen, unter sich und von ihren Eltern bis zu einem gewissen Grade

[1] Vgl. Korschelt und Heider a. a. O. 151—152.

[2] Weitere Bestätigungen dieser Annahme s. bei Boveri, Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz 18—20 (Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft Würzburg 1903, 10—33).

verschieden zu sein; anderseits können Eigenschaften von Voreltern oder von seitlichen Verwandten derselben, die in der unmittelbar folgenden Generation latent blieben, bei den Enkeln plötzlich wieder zum Vorschein kommen. Die erwähnte mikroskopische Entdeckung Boveris dürfte daher für die Bedeutung der Chromatinelemente des Kerns als Träger der erblichen Eigenschaften ein schweres Gewicht in die wissenschaftliche Wagschale werfen. Die Ansicht von Roux, Strasburger, O. Hertwig, Weismann, Kölliker, Boveri usw., welche in den Chromosomen des Kerns die eigentliche Vererbungssubstanz, das Idioplasma Nägelis, erblickt, entbehrt somit keineswegs der tatsächlichen Grundlage.

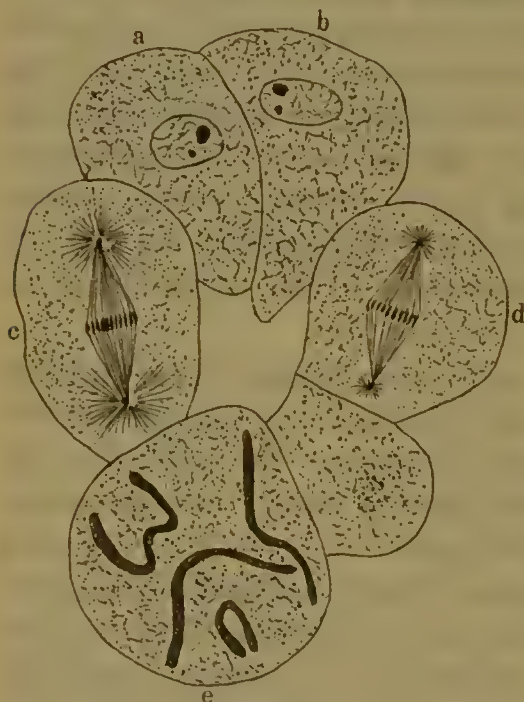


Fig. 21.
Querschnitt durch das Blastulastadium eines Embryos von *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*.

Um die ebenerwähnte Differenzierung der Keimzellenbahn von der Körperzellenbahn bei *Ascaris megalocephala* var. *bivalens* zu veranschaulichen, geben wir anbei in Fig. 21 das genaue mikroskopische Bild eines Querschnittes durch das Blastulastadium des Embryos dieses Tieres wieder[1]. Die beiden obersten Zellen (a und b) sind bereits zwei Körperzellen mit ruhendem Kerne, in welchem je zwei dunkle Kernkörperchen (Nukleolen) deutlich hervortreten. Die beiden mittleren Zellen (c und d) sind ebenfalls zwei Körperzellen, die jedoch noch in der Mitose begriffen sind; soeben vollzieht sich in ihnen die Teilung der obenerwähnten feinen Chromatinstäbchen, welche noch in der Äquatorialplatte in der Mitte der deutlich sichtbaren achromatischen Kernspindel angeordnet sind. Auch die Centrosomen mit ihren Astrosphären an den beiden Polen der Spindel sind hier sehr schön zu sehen. Daher ergänzt dieses Bild unserer frühere schematisch gehaltene Schilderung des Vorganges der indirekten Kernteilung[2]. Die unterste Zelle endlich (e) mit den riesigen vier Chromatinschleifen stellt (nach Boveris

[1] Das betreffende, mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbte Präparat ist einer großen Serie von Schnittpräparaten über die Reifungsteilungen, Befruchtungs- und Entwicklungsvorgänge bei *Ascaris megalocephala* entnommen, welche mein Kollege K. Frank S. J. unter Heiders Leitung angefertigt hat.

[2] S. oben Kap. 5, S. 74 ff.

oben erwähnter Deutung) eine Zelle der Keimzellbahn des Embryos dar. Wie man sieht, ist der Unterschied zwischen den Chromosomen der letzteren und der Körperzellen ein sehr großer. Gerade der Umstand, daß die künftigen Keimzellen eine viel größere Menge Chromatin behalten als die Körperzellen, spricht für die Bedeutung der Chromosomen des Kerns als Träger der Vererbung. Wie aus den zahlreichen in c und d abgebildeten Chromatinstäbchen der Körperzellen die spätere Normalzahl von vier Chromosomen hervorgeht, die in den Körperzellen jenes *Ascaris* sich findet, ist noch nicht festgestellt.

Wenden wir uns nun zurück zu der obigen schematischen Schilderung des Befruchtungsvorganges beim *Ascaris*-Typus. Bei diesem Typus ebensowohl wie beim *Echinus*-Typus, der sich durch die Bildung eines einheitlichen Furchungskerns von jenem unterscheidet, finden wir als gemeinschaftliches Ergebnis, daß durch die Befruchtung erstens die Embryonalentwicklung des neuen Individuums eingeleitet wird, indem die Zelle sich zu teilen beginnt; zweitens, daß durch sie die Normalzahl der Chromosomen für die sämtlichen Körperzellen des neuen Individuums wiederhergestellt wird; drittens, daß durch sie eine gleiche Anzahl Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs als Erbanteil auf die sämtlichen Zellen des neuen Wesens verteilt wird.

Die beiden letzteren Erscheinungen bilden zusammen die Bedeutung der Befruchtung für die Vererbung. Die erste dagegen stellt die Bedeutung der Befruchtung für die Keimesentwicklung dar. Da wir am Schlusse dieses Kapitels auf die theoretische Wertung jener Erscheinungen zurückkommen werden, begnügen wir uns hier mit den obigen Andeutungen über den zweifachen Zweck der Befruchtung.

Bevor wir jedoch zur Schilderung anderer Tatsachen, welche das Befruchtungsproblem betreffen, übergehen, müssen wir nochmals einen Rückblick werfen auf die obige Darstellung des normalen Befruchtungsvorganges nach den Boverischen Abbildungen (Taf. I, Fig. 1—7). Woher kommt in diesem Falle die Anregung zur Bildung der Furchungsspindel und damit zur ersten Teilung des Eis, welche den Ausgangspunkt der Embryonalentwicklung bildet? Sie kommt vom männlichen Centrosoma, das mit dem Mittelstück der Samenzelle in die Eizelle eingeführt worden war (Taf. I, Fig. 1). Die Eizelle hatte ihr Centrosoma bei den vorhergehenden Reifungsteilungen verloren oder rückgebildet; sie war daher trotz der Menge ihres Nährplasmas zur weiteren Teilung unfähig geworden, weil sie mit dem Eicentrosoma ihr Kinoplasma oder Bewegungsplasma — wie Strasburger es nennt — eingebüßt hatte. Daher muß ihr ein neues „Teilungsorgan“ zur Verfügung gestellt werden, bevor sie in die Embryonalentwicklung eintreten kann, und dieses neue Teilungsorgan ist bei der nor-

malen Befruchtung das Centrosoma des Spermaterns. Aus der Teilung desselben (Taf. I, Fig. 2—6) gehen hier die beiden Centrosomen hervor, welche die Pole der ersten Furchungsspindel bilden (Taf. I, Fig. 7) und die Chromatinschleifen der vereinigten (männlichen und weiblichen) Vorkerne zur gesetzmäßigen Verteilung auf die beiden ersten Furchungskerne der befruchteten Eizelle veranlassen.

Nach dieser zuerst von Boveri seit 1887[1] entwickelten Auffassung des Befruchtungsvorgangs gibt also nicht die Vereinigung der beiden Vorkerne den Anstoß zum Beginne der Embryonalentwicklung, sondern dieser erste Zweck der Befruchtung wird erreicht durch die Einführung des Spermatocentrosomas in das Ei. Die Kernvereinigung, welche den zweiten Zweck der Befruchtung darstellt, indem sie die Vererbung der beiderseitigen elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen vermittelt, erscheint nach dieser Auffassung nur als eine Folge der Einwirkung des männlichen Centrosomas auf das Protoplasma der weiblichen Eizelle.

Allerdings hat diese Schilderung des Befruchtungsvorgangs, wie Boveri selber hervorhebt[2], nur eine beschränkte Gültigkeit; sie ist nicht allgemein anwendbar auf sämtliche Befruchtungsprozesse im Tier- und Pflanzenreich, sondern bloß auf diejenigen der meisten vielzelligen Tiere[3]; denn bei der Befruchtung der höheren Pflanzen treten, soweit bisher bekannt, keine Centrosomen auf[4]; ebenso fehlen sie meist bei den Konjugationserscheinungen der einzelligen Tiere. Ferner erfolgt bei der natürlichen Parthenogenesis die Entwicklung der Eier ohne Befruchtung durch eine männliche Keimzelle, also auch ohne Spermatocentrosoma; somit ist der Einfluß des letzteren nicht wesentlich für den Beginn der Embryonalentwicklung im Ei. Endlich ist es bei den jüngsten Versuchen über künstliche Parthenogenesis gelungen, durch verschiedene mechanische, thermische, chemische oder andere Reize die Bildung von Centrosomen und die darauf folgende Zellteilung in den unbefruchteten Eiern solcher Tiere zu bewirken, bei denen unter normalen Bedingungen der Teilungsapparat der Zelle vom männlichen Centrosoma geliefert wird. Wir müssen uns daher hüten, auch bei der normalen Befruchtung tierischer Eier dem Spermatocentrosoma einen allzu wesentlichen Einfluß auf die Anregung der Embryonalentwicklung im Ei zuzuschreiben.

---

[1] Über den Anteil des Spermatozoons an der Teilung des Eis (Sitzungsbericht d. Gesellsch. f. Morphol. u. Phys., München III).

[2] Das Problem der Befruchtung 23 ff.

[3] Bei *Myzostoma* soll nach Wheeler das Eicentrosoma bestehen bleiben und die Pole der Furchungsspindel liefern. Vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. etc. 657.

[4] Vgl. hierüber im vorigen Kapitel S. 81.

Wir finden es daher wohl begreiflich, wenn ein so vortrefflicher Kenner des Befruchtungsproblems wie R. Hertwig noch 1903 in der sechsten Auflage seines „Lehrbuches der Zoologie“ (S. 126) ganz einfach den Satz aufstellt: „Das Wesen der Befruchtung besteht in der Vereinigung von Ei- und Spermakern.“

4. Die Erscheinungen der „Überbefruchtung“ bei Tieren[1] und der „Doppelbefruchtung“ bei Pflanzen.

Unter normalen Verhältnissen dringt nur eine einzige Samenzelle bei dem Befruchtungsvorgange in das tierische Ei ein, wenn auch Hunderte in seiner nächsten Umgebung sich befinden. Bei vielen Eiern ist durch die Beschaffenheit der Eihülle selber dafür gesorgt, daß Spermatozoen nur an einer bestimmten Stelle eindringen können. Aber auch bei jenen Eiern, welche keine solche Eingangspforten (sog. Mikropylen) haben, wird derselbe Zweck, daß nämlich nur ein einziges Spermatozoon eintreten soll, auf andere Weise erreicht, z. B. dadurch, daß nach dem Eintritt des ersten Samenfadens sofort eine Dottermembran sich bildet, welche das Nachfolgen anderer Samenfäden verhindert. Wenn man durch Gifte, etwa durch Strychnin, die Reaktionsfähigkeit des Eis schwächt, so daß es mehreren Spermatozoen den Eintritt gestattet, so erfolgt niemals eine normale Entwicklung; es kommt dann durch die mehrfachen in das Ei eingeführten Centrosomen zur Bildung von mehrpoligen Kernteilungsfiguren oder mächtiger Kerne, die sich in unregelmäßiger Weise teilen und zu einer ungeordnet verlaufenden Furchung und zum baldigen Absterben des Embryos führen. Boveri hat daher 1902 mit Recht den Satz aufgestellt: „Das Eindringen zweier Spermatozoen ruiniert das völlig normale Ei.“ Er erklärt dies dadurch, daß durch die Einführung mehrerer Teilungszentren in das Ei die normale Entwicklung desselben verhindert wird.

Bei manchen Tieren ist allerdings ausnahmsweise das Eindringen mehrerer Samenzellen in ein Ei unter normalen Verhältnissen beobachtet worden (Gérard 1901). Aber dann vereinigt sich doch stets nur ein Spermakern mit dem Eikern, die übrigen gehen im Eiplasma zu Grunde. Boveri hat (1902)[2] diese Vorgänge an dispermen befruchteten Seeigeleiern genau verfolgt und zu scharfsinnigen Untersuchungen über das Wesen des Zellkerns und über die Bedeutung der Chromosomen benutzt.

Von der erwähnten pathologischen Überbefruchtung ist jedoch die sog. physiologische Polyspermie zu unterscheiden, welche neuerdings von

[1] Vgl. hierüber Korschelt und Heider a. a. O. 628—638 u. 692—697.

[2] Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns (Verhandl. der physikalisch-medizinischen Gesellschaft Würzburg XXXV 67—90.)

einer Reihe von Forschern an verschiedenen Tierarten festgestellt wurde. Auch hier vereinigt sich nur ein Spermakern mit dem Eikern zur Bildung der ersten Furchungsspindel; die übrigen aber gehen, wie Rückert, Oppel, Samassa (1895) und Nicolas (1900) namentlich an den Eiern von Selachiern und Reptilien beobachtet haben, nur teilweise zu Grunde; manche von ihnen bilden sich um und liefern die sog. Merocytenkerne oder Dotterkerne des Embryos, über deren weitere Rolle allerdings nichts sicheres bekannt ist, obwohl die Vermutung naheliegt, daß sie zu den vegetativen Funktionen des Eis in Beziehung stehen, indem sie zur rascheren Teilung des umfangreichen Dottermaterials mithelfen.

Mit der physiologischen Polyspermie bei den Tieren ist eine interessante Erscheinung bei den Angiospermen unter den höheren Pflanzen nahe verwandt, nämlich die sog. Doppelbefruchtung. Hier ist man durch die Untersuchungen von Nawaschin (1898), Guignard (1899 u. 1901) und Strasburger (1900) auch über die biologische Bedeutung des Vorgangs einigermaßen aufgeklärt [1]. Von den zwei Spermakernen, welche hier in den Embryosack eintreten, verbindet sich der eine als männlicher Vorkern mit dem Eikern und liefert so den Furchungskern der Mutterzelle des Embryos; der andere dagegen verschmilzt mit dem „sekundären Embryosackkern", der durch Vereinigung zweier Polzellen des Embryosacks entstand, oder auch mit einer der beiden noch nicht vereinigten Polzellen, und liefert so den Kern der Mutterzelle des Endosperms, welches das Material für die Ernährung des Embryos zu schaffen hat. Hier finden wir somit die auffallende Tatsache, daß der eine von zwei Spermakernen eine generative, der andere dagegen eine vegetative Funktion übernimmt.

Diese Doppelbefruchtung bei den Angiospermen ist bedeutungsvoll für die Erklärung gewisser rätselhafter Vererbungserscheinungen, nämlich der sog. Xenien. J. Reinke [2] sagt hierüber: „Aus älteren Beobachtungen war bekannt, daß in reifen Kolben der Rassen von Mais *(Zea Mays)* mit weißen oder gelben Früchten, wenn die Narben mit Pollen von blau- oder braunfrüchtigen Rassen bestäubt waren, blaue oder braune Körner entstehen können oder doch die gelben Körner eine blaue oder braune Sprenkelung zeigen. Eine solche Erscheinung wurde von Focke eine Xenie genannt. Nach dem Bekanntwerden der Doppelbefruchtung war die Tatsache leicht zu deuten, und es wurde auch von de Vries und von Correns der Beweis erbracht, daß bei Bestäubung des Mais mit Pollen einer fremden Rasse nicht nur der Embryo, sondern auch das Endosperm hybride Eigenschaften erhält."

[1] Eine gute Literaturübersicht über die Erscheinungen der Doppelbefruchtung bis 1900 gab G. Richen S. J. in Natur und Offenbarung 1900, 561 ff. Vgl. auch Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 696.

[2] Einleitung in die theoretische Biologie 440.

5. Die Konjugation bei einzelligen Organismen und die Beziehung derselben zum Befruchtungsproblem.

Um die Bedeutung der Vereinigung der Keimzellen im normalen Befruchtungsvorgange höherer Tiere und Pflanzen zu verstehen, ist ein Vergleich derselben mit ähnlichen Vorgängen bei den niedersten einzelligen Tieren und Pflanzen sehr lehrreich. Wir beginnen mit der Konjugation bei Infusorien.

Bei den Wimperinfusorien (Ciliaten) sind zweierlei chromatinhaltige Kerne vorhanden, Hauptkern und Nebenkern (Makronukleus und Mikronukleus). Wie schon Bütschli gezeigt hat, spielt bei der Konjugation nur der Nebenkern eine aktive Rolle und wurde daher „Geschlechtskern" genannt. Der Hauptkern dagegen geht vor der Konjugation zu Grunde; seine Tätigkeit kann daher nur in die Zeit zwischen zwei Konjugationen fallen, in die Periode der gewöhnlichen Lebensverrichtungen; deshalb hat man ihn auch als „Stoffwechselkern" bezeichnet, der die Ernährungsvorgänge des Tieres und die mit ihnen verbundenen Bewegungen leitet.

Die Vermehrung dieser kleinen Wimpertierchen erfolgt gewöhnlich durch einfache Zweiteilung, durch welche aus einem Muttertiere zwei Tochtertiere werden. Dieser Teilungsprozeß beginnt mit der indirekten Teilung des Nebenkerns, der zur Spindelbildung schreitet; erst später teilt sich der Hauptkern auf dem Wege der direkten Kernteilung durch biskuitförmige Einschnürung; dann folgt die Teilung des Zelleibes nach. Schon hier zeigt sich der Nebenkern als der eigentliche Fortpflanzungskern, noch klarer aber bei den Konjugationsvorgängen.

Das Fortpflanzungsvermögen der Infusorien durch Teilung ist nämlich kein unbegrenztes; die Perioden der Teilung werden von Zeit zu Zeit durch die geschlechtlichen Erscheinungen der Konjugation unterbrochen, durch welche — wie bei den Befruchtungsvorgängen höherer Tiere — eine „Reorganisation der lebenden Substanz" eintritt [1].

Die Konjugation der Wimperinfusorien, z. B. von *Paramaecium*, vollzieht sich nach R. Hertwig und Maupas auf folgende Weise [2]. Die beiden Individuen legen sich enge aneinander, und während der Hauptkern sich auflöst, tritt der Nebenkern in Tätigkeit. Jeder Mikronukleus der beiden

[1] Vgl. R. Hertwig, Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung (Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissenschaften München XXXII [1902] 57—73).

[2] Vgl. R. Hertwig, Über Befruchtung und Konjugation (Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1892, 95—112; Ders., Lehrbuch d. Zoologie [6] (1903) 179. Maupas, Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés (Archives d. Zoologie expérimentale et générale [2] VI 165—277); ferner Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie II (1902) 350 ff mit der Abbildung Fig. 85.

Individuen bildet sich zu einer Kernspindel um und teilt sich dann zweimal nacheinander, so daß schließlich jedes Tier vier Kernspindeln besitzt. Von diesen gehen drei, die Nebenspindeln, allmählich zu Grunde, ähnlich wie die aus der Eizelle ausgestoßenen Richtungskörper. Nur die Hauptspindel bleibt erhalten und teilt sich abermals in zwei Spindeln, von denen eine, die man als weibliche Spindel bezeichnen kann, in jedem Individuum bleibt, während die andere, die männliche Spindel, in das benachbarte Individuum hinüberwandert und dort mit der weiblichen Spindel desselben verschmilzt. Aus dieser Verbindung geht in jedem der beiden Individuen eine einheitliche neue Spindel, die sog. Teilspindel, hervor, welche den Kopulationskern liefert. Mit der Entwicklung des letzteren Kernes in beiden Individuen ist die Konjugation abgeschlossen; denn er entspricht dem Furchungskern der befruchteten Eizelle; aus seiner Teilung gehen der Hauptkern und der Nebenkern der nunmehr sich wieder trennenden, regenerierten Individuen hervor.

Auf die Verschiedenheiten, die zwischen diesen Konjugationserscheinungen und den Befruchtungsvorgängen im einzelnen obwalten, können wir hier nicht weiter eingehen. Aus dem Vergleiche beider ergibt sich jedoch, daß sie ihrem Prinzip nach identisch sind. Die Konjugation zweier Infusorien verfolgt den Zweck, in beiden Individuen einen neuen Zellkern (den Kopulationskern) zu bilden, der zu gleichen Teilen aus den Chromosomen der Nebenkerne beider Individuen gebildet ist. Es liegt somit eine gekreuzte Befruchtung vor, die im wesentlichen mit den Befruchtungsvorgängen der vielzelligen Tiere und Pflanzen übereinstimmt und die oben entwickelten Gesetzmäßigkeiten derselben auch für die einzelligen Organismen auffallend bestätigt. Es sei noch bemerkt, daß die Konjugationserscheinungen bei manchen Kryptogamen *(Fucus, Peronospora)* eine noch größere Ähnlichkeit mit den Befruchtungsvorgängen der höheren Organismen zeigen.

Ja wir können bei den Konjugationserscheinungen der einzelligen Tiere und Pflanzen sogar die Stadien einer allmählichen Annäherung an die Differenzierung von männlichen und weiblichen Keimzellen verfolgen, welche in der Befruchtung der höheren Tiere und Pflanzen zum vollkommenen Ausdruck gelangt ist[1].

Die beiden Individuen von *Paramaecium*, deren Konjugation wir soeben schilderten, waren vor der Konjugation untereinander gleich, und sind es auch wieder nach ihrer Trennung. Dasselbe gilt ebenfalls für die Tochterindividuen, die durch die spätere Zweiteilung der regenerierten Exem-

[1] Vgl. hierüber auch Y. Delage, Les théories de la fécondation (1902) 122—123 (Verhandl. d. V. internation. Zoologenkongresses 121—140). Die stammesgeschichtliche Bedeutung dieser Stufenreihe ist jedoch, wie Y. Delage mit Recht bemerkt, eine durchaus hypothetische.

plare entstehen; jedes derselben kann wieder mit einem andern Individuum seiner Art in Konjugation treten. Hier ist also noch gar keine geschlechtliche Verschiedenheit der beim Konjugationsvorgange sich vereinigenden Zellen vorhanden. Ähnlich verhält es sich auch bei der Konjugation der an dem Meeresleuchten beteiligten *Noctiluca miliaris* und vieler anderer Infusorien. Betrachten wir dagegen ein anderes Aufgußtierchen, *Vorticella nebulifera*, so finden wir bei diesem bereits eine auffallende Verschiedenheit der konjugierenden Individuen: das eine, die Makrogonidie, ist viel größer und vertritt die Eizelle, während das andere, die Mikrogonidie, welches mit ersterem sich vereinigt, viel kleiner ist und mit einer Samenzelle verglichen werden kann. Bei einer niedern Pflanze, dem braunen Tang *(Fucus platycarpus)* begegnet uns bereits eine noch vollkommenere geschlechtliche Differenzierung der konjugierenden Individuen: eine relativ riesig große kugelförmige Eizelle wird hier von zahlreichen, winzig kleinen fadenförmigen Samenzellen umschwärmt, welche zur Befruchtung der Eizelle bestimmt sind.

Auch bei jenen Infusorien, welche sog. Kolonien bilden[1], die aus Gruppen von einzelnen Zellen bestehen, deren jede ein Individuum ist, können wir einen ähnlichen Fortschritt der geschlechtlichen Differenzierung nachweisen. Bei *Pandorina morum* wird eine solche Kolonie von 16 Zellindividuen gebildet, die zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung in ebensoviele Tochterkolonien von untereinander gleichen Zellen sich verwandeln, um aus dem Muttertiere auszuschwärmen und zu je zwei und zwei durch Konjugation sich dauernd zu verbinden. Bei einem andern koloniebildenden Geißelinfusor, *Eudorina elegans*, treten zur Zeit der Konjugationsperiode zweierlei Tochterkolonien auf, die wir bereits als weibliche und männliche unterscheiden können. Die weiblichen Kolonien liefern je 16 größere Tochterzellen von gewöhnlicher Gestalt, die männlichen dagegen je 32 viel kleinere, welche geschwänzten Samenzellen ähnlich sehen und Zoospermien heißen, während die weiblichen Tochterzellen Oospermien genannt werden. Nur die Zoospermien schwärmen aus und dringen in die weiblichen Tochterkolonien ein, um mit den Oospermien derselben durch Konjugation zu verschmelzen. Eine noch höhere Differenzierung der Zellen und der Konjugationsvorgänge stellen die bekannten Kugeltierchen der Gattung *Volvox* dar, die ebenfalls zu den koloniebildenden Infusorien zählen[2]. Hier sind bereits dreierlei

[1] Die Familie der Volvocineen, zu der die hier erwähnten Gattungen *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* gehören, hat das Glück, von den Zoologen und Botanikern gleichmäßig begehrt zu werden; erstere rechnen sie zu den Geißelinfusorien, letztere zu den Grünalgen. Vgl. R. Hertwig, Lehrbuch d. Zoologie[6] (1903) 174; Strasburger, Noll, Schenk und Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen[6] (1904) 283.

[2] Vgl. A. 1.

Zellen in einer und derselben Kolonie vorhanden, nämlich somatische oder Körperzellen, die im ganzen Lebenslaufe sich gleich bleiben und Geschlechtszellen von zweierlei Form, die nur zur Konjugationszeit sich bilden. Ein Teil der letzteren wird zu großen, kugelförmigen, den Eizellen entsprechenden Individuen, während ein anderer Teil in fadenförmige Samentierchen (die Zoospermien) sich verwandelt, welche bündelweise sich entwickeln, dann ausschwärmen und die Eizellindividuen (die Oospermien) befruchten. Da es in den Kolonien von *Volvox* zur Entwicklung von eigentlichen Körperzellen kommt, welche einen dauernden Zellverband darstellen und die Funktionen der Ernährung und des Wachstums für die ganze Kolonie übernehmen, so kann man einen *Volvox* mit größerem Rechte als ein einziges tierisches oder pflanzliches Individuum auffassen[1], das aus Körperzellen und aus zweierlei Arten von Keimzellen besteht. Hiermit ist aber auch bereits die Brücke geschlagen von den einzelligen Tieren (Protozoen) und deren Konjugationserscheinungen zu den vielzelligen Tieren (Metazoen) und deren Befruchtungsprozessen.

Es sei noch erwähnt, daß auch bei andern Protozoen, nämlich bei den zu den Hämosporidien gehörigen Malariaparasiten, deren Entwicklung namentlich Grassi[2] studierte, und bei den verwandten Koccidien, welche Schaudinn[3] bereits früher untersuchte, Perioden ungeschlechtlicher Vermehrung mit Perioden der Erzeugung von geschlechtlich differenzierten Individuen, der sog. Makrogameten und Mikrogameten, welche durch Konjugation sich vereinigen, in regelmäßiger Reihenfolge abwechseln[4].

Die hier kurz skizzierten Konjugationsvorgänge bei niedern Organismen mit ihrer außerordentlich wechselvollen Ausgestaltung sind in mehrfacher Beziehung lehrreich für das Problem der Befruchtung. Sie zeigen uns, daß die Verschiedenheit der Keimzellen bei den höheren Tieren und Pflanzen das Ziel verfolgt, die Vereinigung zweier von verschiedenen Individuen stammenden Zellen zum Zwecke der Reorganisation des Lebensprozesses der Art zu vermitteln. Je verschiedener jene beiden Zellen gestaltet sind, je vollkommener dadurch ihre physiologische

[1] Vgl. auch die unten A. 4 zitierte Arbeit von M. Hartmann 38.

[2] Vgl. Grassis Vortrag auf dem V. internation. Zoologenkongreß: „Das Malariaproblem vom zoologischen Standpunkte" (Verhandl. d. Kongresses 1902, 99—114).

[3] Über den Generationswechsel der Koccidien und die neuere Malariaforschung (Sitzungsberichte d. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin, 1899, Nr 7, 159—178); Der Generationswechsel der Koccidien und Hämosporidien. Zusammenfassende Übersicht (Zoolog. Zentralblatt V [1899], Nr 22, 765—783).

[4] Vgl. auch M. Hartmann, Die Fortpflanzungsweise der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden (Biolog. Zentralblatt 1904, Nr 1, 18—32; Nr 2, 33—61).

Arbeitsteilung ausgebildet ist, indem die eine der beiden Zellen als Eizelle Nährmaterial für die Entwicklung des künftigen Individuums aufspeichert, während die andere als Samenzelle eine möglichst große Beweglichkeit erreicht, um die Eizelle aufsuchen und zur Entwicklung anregen zu können, desto höher ist das Befruchtungsproblem differenziert. Übereinstimmend bei allen diesen mannigfaltigen Erscheinungen ist jedoch die Kernvereinigung der beiden Zellen, mögen sie nun untereinander gleich oder äußerst verschiedenartig sein. Von einer wesentlichen Beteiligung der Centrosomen kann bei den Konjugationsvorgängen der niedern Tiere kaum die Rede sein, da sie bei den meisten derselben, z. B. bei den Wimperinfusorien, ganz zu fehlen scheinen oder nur vorübergehend auftreten. Bei dem zu den Cystoflagellaten gehörigen Leuchttierchen *Noctiluca* sind dagegen echte Centrosomen festgestellt worden[1]. Uns scheint hieraus zu folgen, daß auch bei den höheren Tieren das Centrosom des Spermatozoons als „Teilungsorgan" nur ein Mittel zur Kernvereinigung der beiden Keimzellen darstellt, und daß daher das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung des männlichen und weiblichen Vorkerns besteht, durch deren Chromosomen überdies die Vererbung der Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen vermittelt wird.

6. Die natürliche Parthenogenese.

Bei den bisher in den Abschnitten 3—5 dieses Kapitels geschilderten Erscheinungen der Befruchtung und Konjugation fanden wir stets den Kulminationspunkt des betreffenden Vorganges in der Kernvereinigung zweier Zellen. Wir wenden uns jetzt zu jenen Fällen, in denen eine Kernvereinigung nicht stattfindet und dennoch wenigstens der Beginn der Embryonalentwicklung im Ei oder im Eistück erfolgt. Diese Tatsachen werden uns zum allseitigeren Verständnis des Problems der Befruchtung und Vererbung behilflich sein.

An erster Stelle ist die natürliche Parthenogenese[2] zu erwähnen, die sowohl bei manchen Tieren als auch bei manchen Pflanzen vorkommt und bei welcher das Ei ohne Befruchtung durch eine Samenzelle sich unter natürlichen Verhältnissen entwickelt. Unter den tierischen Eiern, mit denen wir uns hier hauptsächlich beschäftigen, finden wir parthenogenetische Entwicklung vorzüglich bei den Rädertierchen (Rotatorien) unter den Würmern, bei den Blattfüßern (Phyllopoden) und Muschelkrebsen (Ostrakoden) unter den Krustentieren, endlich unter den Insekten bei manchen

[1] Vgl. Wilson, The cell[2] 227—228.

[2] Wir schließen hierunter auch die Pädogenesis ein, bei welcher die parthenogenetische Fortpflanzung im Larvenstande erfolgt, z. B. bei den Aphiden (Blattläusen).

Schmetterlingen — besonders unter den Psychiden, denen wir die Entdeckung der Parthenogenesis durch Karl v. Siebold (1848) verdanken — bei Blattläusen und ihren Verwandten, ferner bei Gallwespen, Blattwespen, echten Wespen, Bienen und Ameisen. Was die morphologischen Vorgänge bei der Reifung und Entwicklung der Eier dieser Tiere anlangt[1], müssen wir unterscheiden zwischen jenen Fällen, wo die Parthenogenese zur regelmäßigen Erscheinung in bestimmten Generationen geworden ist, also obligatorisch auftritt, und zwischen jenen, wo sie nur nebenbei oder fakultativ erfolgt. Allerdings ist auch in den ersteren Fällen die parthenogenetische Entwicklung, wenigstens bei den Tieren, keine ausschließliche, indem zwischen die parthenogenetischen Generationen in bestimmter Abwechslung auch solche mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung sich einschieben (Heterogonie). Aber die Neigung zur Parthenogenesis ist doch hier gleichsam tiefer eingewurzelt als bei der bloß fakultativen Parthenogenese.

Wenn wir die Reifungsvorgänge der Eier bei Tieren mit obligatorischer Parthenogenese betrachten, so finden wir, daß meist nur ein Richtungskörper gebildet wird[2], nicht zwei, wie bei jenen Generationen derselben Arten, wo die Eier einer Befruchtung durch die Samenzelle bedürfen. Bei letzteren soll ja später durch den männlichen Vorkern die Normalzahl der Chromosomen in der Furchungsspindel des Eis wiederhergestellt werden; daher tritt vorher eine Reduktion derselben im Ei auf die Hälfte ein, die dann durch den Befruchtungsvorgang wieder ausgeglichen wird[3]. Hieraus ist es begreiflich, daß bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, bei denen die Befruchtung fortfällt, auch jene Reduktionsvorgänge, wenigstens teilweise, unterbleiben, indem kein zweiter Richtungskörper gebildet wird, wie durch die Untersuchungen von Blochmann, Weismann, Ishikawa, Erlanger, Lauterborn, Leuffen und Woltereck an parthenogenetischen Eiern aus verschiedenen Tierklassen festgestellt wurde. Nach diesen Beobachtungen, besonders nach jenen von Woltereck an den Eiern von Muschelkrebsen *(Cypris)* scheint es wirklich, daß bei der Reifung der Eier keine Reduktion der Chromosomenzahl eintritt, sondern die ursprüngliche Normalzahl (12 bei *Cypris*) bis zur Furchungsspindel, welche die Embryonalentwicklung einleitet, sich unverändert erhält.

In andern Fällen dagegen kommt es nach O. Hertwig, A. Brauer, Vignier usw. auch an den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern zur

[1] Vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 613—622.

[2] Für die Blattläuse ist dies neuerdings bestätigt worden durch J. P. Stschelkanovzew, Über die Eireifung bei viviparen Aphiden (Biolog. Zentralblatt 1904, Nr 3, 104—112).

[3] Vgl. oben 91 und 100 ff.

Ausbildung eines zweiten Richtungskörpers; aber dieselbe ist keine vollständige, weil der zweite Richtungskörper im Ei selber verbleibt und sich später mit dem Eikern wieder vereinigt. Boveri faßt diese Erscheinung so auf, daß der zweite Richtungskörper hier gleichsam die Stelle des fehlenden Spermatozoons vertrete und daß somit die Parthenogenese in diesem Falle auf einer „Selbstbefruchtung" des Eis beruhe. Wie sonst der Spermakern, so stellt hier jener Richtungskörper die Normalzahl der Chromosomen für die erste Furchungsspindel des Eis wieder her. Bei *Artemia* gibt es nach Brauer sogar zweierlei verschiedene Entwicklungsweisen der parthenogenetischen Eier. Bei der einen wird der zweite Richtungskörper gebildet, um sich dann später wieder mit dem Eikern zu vereinigen; bei der andern dagegen soll es nicht zur Ausbildung des zweiten Richtungskörpers kommen. Für den ersteren Fall ist nach Brauer die Chromosomenzahl in der Furchungsspindel des Eis die normale dieser Art (168), für den letzteren jedoch bleibt sie auf die Hälfte (84) beschränkt, wobei dann allerdings die betreffenden Chromosomen wegen des Unterbleibens der Teilung als doppelwertig aufgefaßt werden.

Bei manchen Insekten, namentlich bei solchen, die nur eine fakultative Parthenogenese besitzen, unter den Schmetterlingen bei *Liparis*, *Bombyx* und *Leucoma*, unter den Hautflüglern bei den Honigbienen und manchen Ameisen *(Lasius)*, erfolgen die Reifungsteilungen des parthenogenetischen Eis sogar bis zur vollständigen Ausbildung und Abtrennung zweier Richtungskörper. Petrunkewitsch[1] hat dies an den unbefruchteten Bieneneiern, aus denen Drohnen entstehen, neuerdings auf Weismanns Anregung hin besonders eingehend nachgewiesen. Man kann hier die Ausbildung zweier Richtungskörper daraus begreifen, daß bei den erwähnten Insekten die Befruchtung den Normalzustand darstellt; wenn also letztere auch ausbleibt, so bereitet sich das Ei dennoch auf dieselbe so vor, als ob sie stattfinden sollte. Aber auch bei manchen Gallwespen *(Rhodites)*, deren Parthenogenese eine obligatorische ist, sind zwei vollständig ausgebildete Richtungskörper festgestellt worden, von denen keiner sich mit dem Ei wieder vereinigt. Merkwürdigerweise wird auch dann, wenn zwei solcher Richtungskörper vom Ei ausgestoßen worden sind und durch die begleitenden Kernteilungen die Chromosomenzahl des Eis auf die Hälfte herabgesetzt worden ist, in der Furchungsspindel des Eis wieder die Normalzahl der Chromosomen angetroffen. Wie diese zu stande kommt, konnte auch Petrunkewitsch, der jene Tatsache im Bienenei konstatierte, nicht näher feststellen.

Ähnliche morphologische Vorgänge wie bei der Parthenogenesis im Tierreich hat man auch bei der parthenogenetischen Entwicklung mancher Pflanzen

[1] Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei (Zoolog. Jahrbücher, Abteilung f. Anatomie und Ontogenie XIV, 1901).

gefunden. Juel[1] beobachtete 1900, daß bei *Antennaria alpina* das sich im Embryosack parthenogenetisch entwickelnde Ei keine Reduktion der Chromosomenzahl zeigt; dasselbe Resultat berichtet auch Murbeck[2] 1901 für die parthenogenetisch sich entwickelnden *Alchemilla*-Arten. Bei einer Alge *(Ectocarpus siliculosus)* hat man die sonderbare Erscheinung beobachtet, daß hier nicht nur die weiblichen Keimzellen sich unter Umständen parthenogenetisch entwickeln, sondern auch die männlichen[3]. Allerdings besteht hier zwischen den beiderlei Geschlechtszellen nur ein unbedeutender Größenunterschied; auch fällt das männliche Pflänzchen, entsprechend der geringeren Größe des Zoosperms, ziemlich kümmerlich aus. Dies ist übrigens der einzige Fall einer unter natürlichen Verhältnissen vorkommenden männlichen Parthenogenesis oder „Arrhenogenesis".

Die Entwicklungsvorgänge der natürlichen Parthenogenesis umschließen, wie aus diesen Erscheinungen ersichtlich ist, noch viele dunkle, rätselhafte Punkte. Eines geht aus ihnen jedoch mit Sicherheit hervor: für den Beginn der Embryonalentwicklung des Eies genügt wenigstens bei manchen Tier- und Pflanzenarten der Eitern allein. Eine Kernvereinigung zweier Zellen, der weiblichen und männlichen Keimzelle, ist somit für den Beginn der Embryonalentwicklung auch bei jenen Organismen, welche zweierlei verschiedene Keimzellen besitzen, nicht allgemein und unbedingt nötig. Wenn also trotzdem bei der normalen Befruchtung die Kernvereinigung der beiden Keimzellen regelmäßig den Kulminationspunkt des ganzen Befruchtungsvorganges bildet, so liegt der Zweck derselben jedenfalls nicht bloß in der Anregung der Eizelle zur Embryonalentwicklung, sondern überdies und hauptsächlich in den Vorteilen der Amphimixis, d. h. in der kombinierten Übertragung der Eigenschaften zweier Eltern auf die Nachkommen, welche durch die Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Kernelemente in der Furchungsspindel des befruchteten Eis vermittelt wird. Übrigens dürfen wir bei der normalen Befruchtung auch den ersteren Zweck nicht zu gering anschlagen. Daß mit der Vereinigung der beiden Keimzellen auch eine „Reorganisation der lebenden Substanz", eine Erneuerung der Entwicklungsfähigkeit der Art, verbunden ist, läßt sich nicht leugnen, und es ist deshalb auch noch sehr fraglich, ob — im Tierreiche wenigstens — eine unbegrenzte Fortpflanzung durch Parthenogenesis überhaupt möglich wäre.

[1] Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (Svenska Vetenskaps Akad. Handl. XXXIII [1900] n. 5).

[2] Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* (Lunds Univers. Arsskrift XXXVI [1901], n. 2).

[3] Vgl. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie I 366.

7. Die künstliche Parthenogenese.

Wir wenden uns nun zu den Versuchen über künstliche Parthenogenese[1]. Schon 1886 hatte Tichomirow[2] entdeckt, daß bei den Eiern des Seidenspinners, welche sonst der Befruchtung bedürfen, die parthenogenetische Entwicklung eintrete, wenn man sie zwischen Tüchern reibt. Auch das Eintauchen der Eier in konzentrierte Schwefelsäure oder Salzsäure hatte bei jenen älteren wie bei den neueren Versuchen Tichomirows (1902) den genannten Erfolg. 1887 fanden die Gebrüder Hertwig[3], daß unbefruchtete Eier von Seeigeln unter dem Einflusse äußerer Agentien sich entwickeln können. Richard Hertwig setzte diese Versuche in seinen Arbeiten von 1888 und 1896[4] fort, in denen er die Teilungsvorgänge beschrieb, die sich am Eikern vollziehen, wenn man das unbefruchtete Seeigelei in eine verdünnte Strychninlösung bringt. In den letzten Jahren haben namentlich amerikanische Forscher, Th. Morgan, Jacques Loeb, E. B. Wilson und A. B. Mathews, aber auch solche von andern Nationen, wie Y. Delage, Giard, Bataillon, Henneguy, Herbst, Winkler, Prowazek, Kostanecki, Boveri, Wasilieff, Schücking[5] usw., zahlreiche Experimente über künstliche Parthenogenese an Eiern aus den verschiedensten Tiergruppen, bei Stachelhäutern, Medusen, Manteltieren, Ringelwürmern und Fischen, angestellt und dabei die mannigfaltigsten chemischen, physikalischen und mechanischen Reize auf die unbefruchteten Eier zur Anwendung gebracht. Lösungen verschiedener Gifte, Narkotika und Salze, wie Strychnin, Nikotin, Hyoscyamin, Äther, Alkohol, Chloroform, Chlorkalcium, Chlorkalium und Chlormagnesium, ferner Diphtherieserum, Rohrzuckerlösung, Harnstoff und Spermaextrakt erwiesen sich als

[1] Eine Übersicht derselben geben Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. 2c. 623 ff u. 663 ff; Boveri, Das Problem der Befruchtung 39 ff; Y. Delage, Les théories de la fécondation 135 ff; Kathariner, Das Problem der Befruchtung 518 ff.

[2] Die künstliche Parthenogenese bei Insekten (Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Supplementband 1886).

[3] Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eis unter dem Einflusse äußerer Agentien (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft XX).

[4] Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleis. Festschrift für C. Gegenbaur, Leipzig 1896.

[5] Die Literaturnachweise siehe bei Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. 2c. im Literaturverzeichnis S. 733 ff. Nur die Arbeiten der letzteren Autoren, die daselbst nicht zitiert sind, seien hier angeführt: Boveri, Zellenstudien (1902) Heft 4, 9; Wasilieff, Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleis (Biolog. Zentralblatt XXII [1902], Nr 24, 758—772); A. Schücking, Zur Physiologie der Befruchtung, Parthenogenese und Entwicklung (Archiv f. d. ges. Physiologie XCVII, 1903).

wirksam zur Auslösung der Entwicklungsvorgänge; ebenso auch Konzentration des die Eier enthaltenden Seewassers, Eintauchen derselben in erwärmtes Seewasser, Anwendung von galvanischem Strom und mechanische Erschütterung.

Am erfolgreichsten waren die Versuche von Jacques Loeb[1]. Ihm gelang es, die unbefruchteten Eier einer jeden beliebigen Art von Stachelhäutern oder von Ringelwürmern zur Bildung von Larven zu veranlassen. Durch zwei- bis dreistündige Einwirkung von Chlormagnesium erzielte er beispielsweise die Entwicklung von unbefruchteten Seeigeleiern bis zum Stadium der freischwimmenden Blastula, schließlich sogar bis zur Pluteuslarve. Diese Larven blieben bis zehn Tage am Leben, vermochten aber kein Kalkskelett auszubilden. Auch letztere Fähigkeit erhielten sie dagegen, als Calciumkarbonat dem Seewasser hinzugefügt wurde. Die Eier eines Ringelwurmes *(Chaetopterus)* gelangten bei den Loebschen Versuchen bis zur Bildung der Trochophoralarve. So schien denn durch diese mühevollen und sinnreichen Experimente der Zauberstab gefunden zu sein, der das im unbefruchteten tierischen Ei schlummernde Leben auch ohne die Befruchtung zu wecken vermochte. Die Anschauung des Altmeisters Aristoteles, der das Wesen einer jeden tierischen Spezies im Ei niedergelegt sah und der Samenzelle nur eine anregende Wirkung auf die Entwicklung desselben zuschrieb, schien durch jene Versuche glänzend bestätigt. Bevor wir auf diese Schlußfolgerungen eingehen, müssen wir uns das Ergebnis jener Experimente doch noch etwas näher ansehen.

Die durch künstliche Parthenogenese hervorgebrachten Formen weichen in manchen Punkten von den normalen ab, worauf auch zum Teil bereits Kathariner[2] aufmerksam gemacht hat. Ihre Furchungskugeln sind weniger widerstandsfähig; sie zeigen Neigung zum Zerfallen in Stücke, aus denen dann Zwerglarven sich entwickeln, oder umgekehrt zur Verschmelzung mehrerer Furchungskugeln zu monströsen Riesenembryonen. Bei den parthenogenetisch erzeugten Seeigellarven treten auch Unregelmäßigkeiten in der Skelettbildung auf. Ein gewisses dirigierendes Etwas, das durch die normale Befruchtung geliefert wird und gleichsam die feste Zielstrebigkeit der Entwicklung bedingt, scheint den durch künstliche Parthenogenese erzeugten Formen zu fehlen. Ob die Pluteus- und Trochophoralarven, welche Loeb bei seinen Experimenten

---

[1] On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin (American Journal of Physiology III, 1899); On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin (ebd. III, 1900); Further experiments on artificial parthenogenesis (ebd. IV, 1900); Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids *(Chaetopterus)* and the nature of the process of fertilization (ebd. IV, 1901).

[2] In der Zeitschrift Natur und Offenbarung 1903, 518.

erzielte und welche die höchsten Triumphe der künstlichen Parthenogenese darstellen, wirklich existenzfähig waren oder nicht, ob sie sich von jenem Larvenstadium noch weiter bis zum vollkommenen Tiere zu entwickeln vermochten oder nicht, bleibt leider unentschieden, da auch bei den natürlichen Larven jener Formen die Weiterzüchtung derselben im Laboratorium bisher nicht gelungen ist. Jedenfalls stehen den ebenerwähnten günstigen Fällen, in denen es bis zur Bildung jener Larvenstadien kam, zahlreiche minder günstige oder direkt ungünstige Fälle gegenüber, bei denen der parthenogenetische Furchungsprozeß des Eis schon früher stillestand.

Einen Versuch, diese letzteren Verschiedenheiten zu erklären, machte Boveri[1] in seiner kritischen Besprechung der Versuche von Morgan und Wilson. Er wies darauf hin, daß bei dem Befruchtungsprozeß des Eis an dem eingedrungenen Spermakopfe stets nur eine Strahlensphäre entsteht, aus deren Teilung dann die beiden Astrosphären hervorgehen, welche die Pole der ersten Richtungsspindel des Eis bilden (vgl. oben S. 100 u. Taf. I, Fig. 1—7). Nach den Beobachtungen der beiden genannten amerikanischen Autoren entsteht dagegen bei der künstlichen Parthenogenese derselben Eier unter dem Einflusse der Loebschen Reagentien eine ganz veränderliche und oft sehr beträchtliche Anzahl von Strahlensphären, deren jede ein neugebildetes Centrosoma zum Mittelpunkt hat. Nur in dem ausnahmsweise glücklichen Falle — so glaubt Boveri —, daß hierbei nur zwei eigentlich wirksame Strahlensphären sich entfalten und daß dieselben an die entgegengesetzten Pole des Eikerns zu liegen kommen, vermag überhaupt eine regelmäßige Furchungsteilung des Eis zu erfolgen; sonst entsteht durch die mehrfachen ungeordneten Teilzentren ähnlich wie bei der pathologischen Überbefruchtung (Polyspermie) nur ein unregelmäßiger Zellhaufen, der bald abstirbt. Das dirigierende Etwas, durch welches bei der normalen Befruchtung die Formierung einer regelmäßigen zweipoligen Furchungsspindel gesichert wird, sieht daher Boveri auch jetzt noch in der Einführung des Spermatozoons in das Ei. Dabei dürfte es nebensächlich sein, ob die Samenzelle dabei ihr eigenes Centrosoma aktuell in das Ei mitbringt, oder ob das Eiprotoplasma durch die chemisch-physikalische Einwirkung des Spermakerns zur Neubildung eines Centrosomas befähigt wird, das dann vor den Spermakern zu liegen kommt und durch seine Teilung die Pole der Furchungsspindel liefert. Uns scheinen die Versuche über künstliche Parthenogenese eher für die letztere Ansicht zu sprechen, nämlich für die Neubildung der Centrosomen im Ei. Daher wird durch diese Experimente auch die tiefere Deutung des normalen Befruchtungsvorganges, wie wir ihn früher an der Hand der Boverischen Figuren geschildert haben (oben S. 103; Taf. I, Fig. 1—7), einigermaßen modifiziert.

[1] Das Problem der Befruchtung 39 ff.

Es sei hier übrigens noch folgendes bemerkt. Während Morgan[1] und in noch bestimmterer Weise Wilson[2] bei Anwendung von Chlormagnesium die Neubildung von Centrosomen als Mittelpunkte der Strahlensphären im parthenogenetisch sich entwickelnden Seeigelei beobachteten und beschrieben, sah Wasilieff[3] bei seinen entsprechenden Versuchen mit Strychnin, Nikotin und Hyoschamin die ersten Zellteilungen ohne ein Auftreten von Centrosomen verlaufen; dieselben erschienen höchstens auf späteren Furchungsstadien und bildeten sich dabei aus dem Kernmaterial der Zellen. Sollten die Wahrnehmungen Wasilieffs sich bestätigen, so würden wir um so mehr Grund haben, in den Centrosomen keine dauernden Gebilde zu sehen, sondern nur vorübergehende biomechanische Hilfsmittel der Zellteilung[4]. Das Erscheinen eines Centrosomas neben dem Spermakerne wäre dann auch bei dem normalen Befruchtungsvorgange des tierischen Eis nicht als die Ursache der Zellteilung sondern als eine Folge des Beginns derselben aufzufassen. Wir müßten dann in Übereinstimmung mit der älteren nuklearen Befruchtungstheorie von Oskar Hertwig auch bei der normalen Befruchtung das eigentlich befruchtende Element in dem Eintritt des Spermakerns in das Ei und in seiner Vereinigung mit dem weiblichen Vorkerne erblicken.

Auch über einen andern Punkt, der bei der künstlichen Parthenogenese in Frage kommt, ist noch keine Einigung erzielt worden, nämlich in der Frage der Chromatinreduktion. Da es bei den oben erwähnten Versuchen um Eier sich handelte, welche bereits die Reifungsteilungen hinter sich hatten, müssen wir annehmen, daß ihr Eikern nur mehr die Hälfte der normalen Chromosomenzahl jener Spezies besaß. Dies wird auch von Wilson ausdrücklich bestätigt, indem er in den Furchungszellen der parthenogenetisch sich entwickelnden Seeigeleier nur 18 statt 36 Chromosomen fand. Y. Delage dagegen gibt an, daß in den Seeigeleiern bei seinen Versuchen eine Wiederherstellung der normalen Chromosomenzahl stattgefunden habe. Boveri[5] macht gegen Delage jedoch geltend, daß die vermeintliche Normalzahl von Delage (18) nach seinen und R. Hertwigs Beobachtungen, welche 36 als Normalzahl ergaben, für jene Spezies bereits die reduzierte

---

[1] The production of artificial astrospheres (Archiv f. Entwicklungsmechanik III, 1896).

[2] Experimental studies in cytology. I. Artificial parthenogenesis in sea urchin eggs (ebd. XII, 1901).

[3] Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleis (Biolog. Zentralblatt 1902, 758—772).

[4] Vgl. die Bemerkungen hierüber im 5. Kapitel S. 81.

[5] Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns (Verhandl. d. physik.-mediz. Gesellsch. Würzburg XXXV, 1902).

Zahl sei. Wir müssen daher wahrscheinlich annehmen, daß bei den durch künstliche Parthenogenese sich entwickelnden Eiern die Hälfte der normalen Chromosomenzahl für den Furchungskern der sich entwickelnden Eizelle ausnahmsweise bereits genügt.

Wir wenden uns nun zu den allgemeineren Schlußfolgerungen, die von verschiedenen Forschern aus den Experimenten über künstliche Parthenogenesis gezogen worden sind.

Loeb[1] glaubte aus seinen Versuchen schließen zu dürfen, daß die Eier vieler, ja vielleicht aller Tiere eine gewisse Tendenz haben, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Für gewöhnlich laufe dieser Prozeß zu langsam ab, so daß das Ei abstirbt, bevor es ihm gelingt, in ein fortgeschrittenes Furchungsstadium einzutreten. Durch jene künstlichen Reize der Salzlösungen usw. werde die Entwicklung des Eis beschleunigt, und es glücke ihm dadurch, auf parthenogenetischem Wege sein Ziel zu erreichen. Korschelt und Heider[2] neigen dagegen mit R. Hertwig[3] zu der weit gemäßigteren Ansicht, daß durch die chemisch-physikalischen Reize in dem reifen, aber noch unbefruchteten Ei jenes Wechselverhältnis der Teile (namentlich zwischen Cytoplasma und Kern) zu stande gebracht werde, welches zum Beginn der Embryonalentwicklung erforderlich ist und welches normalerweise sonst nur durch die Befruchtung herbeigeführt wird. Boveri[4] glaubt in denselben Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese eine Bestätigung seiner Befruchtungstheorie sehen zu dürfen, nach welcher das reife Ei einem vollständigen, aber noch ruhenden Uhrwerk gleicht, das nur noch aufgezogen zu werden braucht, um seinen Gang zu beginnen; der Uhrschlüssel, der das Aufziehen besorgt, ist bei der normalen Befruchtung das Centrosoma des Spermatozoons, bei der künstlichen Parthenogenese dagegen jene chemischen oder physikalischen Agentien, welche auf das Eiplasma in ähnlicher Weise einwirken wie sonst jenes Centrosoma. Tichomirow endlich hat bereits 1886 die Ansicht geäußert, die Eizelle reagiere auf jede Einwirkung von außen, — mag dieselbe in sich noch so verschieden sein — stets in derselben, ihr eigentümlichen Art, nämlich durch Entwicklung, ähnlich wie die Zellen des Sehnerven stets durch Lichtempfindung und die Zellen der Muskelfaser stets durch Zusammenziehung auf äußere Reize reagieren, ein dem Gesetze von Johannes Müller über die spezifischen Sinnesenergien entlehnter Gedanke. Dieselbe Idee wurde neuerdings von

[1] Vgl. S. 116.

[2] Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgeschichte rc. 624. Vgl. auch ebd. 65—67.

[3] Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle (Biolog. Zentralblatt 1903, Nr 2 u. 3); ferner: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, München 1903 (Separat-Abdruck aus der Münchener Medizin. Wochenschrift L).

[4] Das Problem der Befruchtung 22—23 39 ff.

Y. Delage[1] dahin formuliert, daß das reife, aber noch unbefruchtete Ei in einem Zustande des labilen Gleichgewichts sich befinde; jeder Reiz, der dieses Gleichgewicht stört, löst die Entwicklung aus.

Die Loebschen Schlußfolgerungen dürften insofern jedenfalls zu weit gehen, als sie die Tendenz zur parthenogenetischen Entwicklung als eine ursprüngliche Grundeigenschaft des tierischen Eis hinstellen; denn die Erfolge jener Experimente haben ja gezeigt, daß die künstliche Parthenogenese nur selten zum normalen Ziele führt, indem die so erzeugten Furchungsstadien meist schon eingehen, bevor sie zur Larve werden. Ferner wird auch die natürliche Parthenogenese bei jenen Tieren, wo sie tatsächlich vorkommt, gegenwärtig von den meisten Zoologen mit Recht nicht als die ursprüngliche Entwicklungsweise angesehen sondern als eine spätere Vereinfachung des Entwicklungsprozesses; die Fortpflanzung durch Befruchtung bleibt auch für sie immerhin der Normalzustand.

Wir dürfen somit die Fähigkeit vieler Eier, sich durch künstliche Reize ohne Befruchtung zu entwickeln, nicht zu hoch einschätzen. Anderseits dürfen wir sie aber auch nicht unterschätzen; denn sie beweist in Übereinstimmung mit der natürlichen Parthenogenese klar genug, daß unter Umständen ein Kern allein, nämlich der Eikern, zum Beginn der Embryonalentwicklung genügt. Daher muß wohl der Hauptzweck, dem die Vereinigung zweier verschiedener Zellkerne bei der normalen Befruchtung dient, nicht bloß in der Anregung des Eis zur Entwicklung liegen, sondern in den Vorteilen der Amphimixis, d. h. in der kombinierten Vererbung der elterlichen Eigenschaften, welche durch die Vereinigung der Kernelemente des männlichen und weiblichen Vorkerns in der Furchungsspindel des Eis vermittelt wird. Am Schlusse dieses Kapitels werden wir hierauf noch zurückkommen.

Der andere Zweck der Befruchtung, nämlich die Eizelle zur Entwicklung anzuregen, kann, wie die künstliche Parthenogenesis lehrt, auch ohne Befruchtung erreicht werden[2], und zwar durch die allerverschiedensten äußeren Reize. Es macht daher in der Tat den Eindruck, als ob — wie Delage sich ausdrückt — das reife Ei in einem Zustande des labilen Gleichgewichts sich befinde; jedes Etwas, wodurch jenes Gleichgewicht gestört wird, genügt, um das Ei zur Selbstentwicklung zu veranlassen.

---

[1] Les théories de la fécondation 138.

[2] Auch hier machen wir übrigens nochmals wie schon oben S. 116 darauf aufmerksam, daß dieser Zweck bei der künstlichen Parthenogenesis nur unvollkommen erreicht wird. Wir müssen daher annehmen, daß mit der natürlichen Befruchtung — namentlich mit der Kernvereinigung — auch eine besondere „Reorganisation der lebenden Substanz" verbunden ist.

Eben hierdurch wird auch der Gedanke sehr nahe gelegt, daß gewisse physikalisch-chemische Prozesse es seien, welche auch bei der normalen Befruchtung die Entwicklung des Eis bewirken. Wir kommen hiermit zu den physikalisch-chemischen Befruchtungstheorien, die in der jüngsten Zeit aufgestellt worden sind. Wir beschränken uns hierbei auf die allernotwendigsten Angaben, um so mehr, als diese Theorien zur Zeit noch nicht spruchreif sind, sondern mit ziemlich vagen Vermutungen sich begnügen müssen.

Die zu beantwortende Frage ist: Was bringt das Spermatozoon bei der normalen Befruchtung in das Ei hinein, um dasselbe zur Entwicklung zu befähigen? Boveris morphologische Theorie sagt: Das Spermatozoon bringt durch sein Centrosoma ein neues Teilungszentrum in das Ei hinein. Die physikalisch-chemische Theorie dagegen sagt: Das Spermatozoon bringt im Ei physikalisch-chemische Veränderungen hervor, welche den Teilungsprozeß zur Folge haben. Beide Anschauungen stehen sich an und für sich nicht feindlich gegenüber, sondern ergänzen sich gegenseitig. Schon Carnoy und Bütschli hatten die Vermutung geäußert, daß die Centrosomen durch eine chemische Beeinflussung des Protoplasmas die Zellteilung anregen, und Boveri selbst hat den Gedanken ausgesprochen, den später Wilson näher ausführte, daß durch das Spermatozoon vielleicht eine chemische Substanz in das Ei gebracht werde, die dasselbe zur Entwicklung anrege[1]. Ein wirklicher Gegensatz zwischen der morphologischen und der chemisch-physikalischen Befruchtungstheorie erhebt sich erst dann, wenn man eine von beiden als die alleingültige hinstellt, wie es J. Loeb bezüglich der letzteren zu tun geneigt scheint, trotz der großen Dunkelheit, die sie noch umgibt. Über die Natur der betreffenden chemisch-physikalischen Vorgänge, die dem Befruchtungsprozesse zu Grunde liegen, gehen nämlich die Ansichten sehr auseinander. Loeb, der Hauptverfechter der neuen Befruchtungstheorie, glaubte anfangs elektrolytische Vorgänge dafür verantwortlich machen zu sollen, indem durch das Spermatozoon neue metallische Jonen in das Ei eingeführt würden. Später entschied er sich dafür, daß durch die Wirkung des Spermatozoons wahrscheinlich eine Änderung der osmotischen Verhältnisse im Ei veranlaßt werde. Wilson sprach (1900) die Vermutung aus, abgesehen vom Spermakern könne vielleicht das Mittelstück des Spermatozoons, welches das Centrosoma desselben enthält, der Träger einer spezifischen chemischen

---

[1] Vgl. hierüber Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. 2c. 663 ff, und Wilson, The cell[2] 354 ff. Dagegen sprechen allerdings die Erscheinungen der natürlichen Parthenogenese, wo weder ein Spermatozoon noch ein besonderer chemischer Reiz hinzutritt.

Substanz sein, welche das Ei zur Entwicklung anrege. Yves Delage endlich stellte eine noch einfachere chemisch-physikalische Befruchtungshypothese auf[1]. Nach ihm wird das Ei dadurch befruchtungsfähig, daß bei den Reifungsteilungen die Kernmembran desselben sich auflöst und der Kernsaft im Eiprotoplasma sich verteilt. Der Spermakopf, der nun in das Ei eindringt, wächst dadurch zum männlichen Vorkern heran, daß er aus dem Eiplasma Wasser aufnimmt und letzterem dadurch einen Teil seines Wassergehaltes entzieht. In dieser Entwässerung (deshydration) des Eis durch den Spermakern erblickt Delage die chemisch-physikalische Ursache für den Beginn des Teilungsprozesses im Ei; allerdings hält er dabei auch die spezifische Wirkung von Salzen, von metallischen Jonen usw., welche im Spermakern enthalten sein können, nicht für ausgeschlossen.

Schon Loeb glaubte, daß durch seine Versuche über die künstliche Parthenogenese das Problem der Befruchtung aus dem Gebiete der Morphologie in dasjenige der physikalischen Chemie übertragen worden sei. Auch Y. Delage scheint diese Auffassung zu teilen. Wir sind jedoch mit Boveri[2] der Ansicht, daß dieser kühne Gedanke noch ungeheuer weit von seiner wissenschaftlichen Verwirklichung entfernt ist. Nachdem er gezeigt hat, welch eine Unmenge von morphologischen Einzelproblemen in dem Befruchtungsprozesse des Eis, in der Furchungsteilung und Embryonalentwicklung eingeschlossen ist, über deren physikalisch-chemische Faktoren wir noch gar nichts wissen, fährt er fort: „Eine Verlegung des Befruchtungsproblems in das Gebiet der physikalischen Chemie würde nach dem Gesagten zur Voraussetzung haben, daß der Zellteilungsvorgang auf physikalisch-chemische Faktoren zurückgeführt ist. Wie weit wir von einem solchen Ziel entfernt sind, weiß jeder, der sich mit diesen Fragen beschäftigt hat; wie tief wir hier werden vordringen können, darüber läßt sich heute kaum eine Vermutung äußern."

Wir können somit unser Urteil über die Bedeutung der künstlichen Parthenogenese für das Befruchtungsproblem in folgenden Satz zusammenfassen: Jene sinnreichen Versuche haben zwar gezeigt, daß das Problem der Befruchtung nicht bloß auf dem bisherigen morphologischen Wege, sondern auch auf einem völlig neuen, chemisch-physikalischen Wege erforscht werden muß, wenn wir zu einer befriedigenden Einsicht in das Wesen der Befruchtung, der Furchungsteilung des Eis und der auf sie folgenden Embryonalentwicklung gelangen wollen. Aber welches jene physikalisch-

---

[1] Vgl. über diese und die verwandten Theorien Y. Delage, Les théories de la fécondation 135 ff.

[2] Das Problem der Befruchtung 47.

chemischen Faktoren sind, und wie sie mechanisch und teleologisch zum Zwecke jener elementaren Lebensprozesse zusammenwirken, darüber lassen sich einstweilen nur kühne Vermutungen aufstellen. Völlig illusorisch aber ist die Hoffnung derjenigen, welche glauben, jetzt sei es endlich gelungen, das Leben selber rein physikalisch-chemisch zu erklären!

8. Die Befruchtung kernloser Eistücke (Merogonie).

Noch erübrigt uns eine Klasse von Erscheinungen kurz zu berücksichtigen, die ebenfalls für die Kenntnis des Befruchtungsproblems von Wichtigkeit ist: nämlich die künstliche Befruchtung von kernlosen Eistücken, welche von Y. Delage als Merogonie bezeichnet worden ist[1].

Die ersten klassischen Versuche über diesen Gegenstand wurden 1887 von den Gebrüdern Hertwig angestellt und dann von Boveri (1889 und 1895) zu dem überraschenden Ergebnis weitergeführt, daß kernlose, befruchtete Stücke von Seeigeleiern bis zum Larvenstadium sich zu entwickeln vermögen. Andere Forscher haben diese Tatsache an Eiern von Seeigeln und andern Tieren seither bestätigt, so Morgan (1895), Ziegler (1896 und 1898), Delage (1898, 1899 und 1901). An unreifen Holothurieneiern, deren Kern nicht in Betracht kommt und später verloren geht, und die deshalb als kernlos angesehen werden dürfen, wurden ähnliche Versuche von Rawitz (1901) gemacht. Auch die Versuche künstlicher Einschnürung von Seeigeleiern, welche H. E. Ziegler 1896—1898 anstellte[2], sind für unsere Frage von Bedeutung. Auf botanischem Gebiete wären die merotomischen Versuche zu erwähnen, welche Hans Winkler (1901)[3] an den Eiern einer Meeresalge *(Cystosira)* vornahm. Gehen wir nun etwas näher auf einige der obenerwähnten Experimente ein.

Schon Oskar und Richard Hertwig[4] konnten feststellen, daß durch Schütteln von Seeigeleiern entstandene kernlose Bruchstücke durch das Eindringen von Spermatozoen sich befruchten lassen. Boveri gelang es sodann, solche kernlose Eifragmente von Seeigeln, welche mit dem Samen derselben Art monosperm befruchtet worden waren, bis zur Pluteuslarve zu erziehen, und dadurch den Beweis zu erbringen, daß solche Eier zu normaler Weiterentwicklung befähigt sind. Auf diesem Wege erhielt Boveri größere oder

---

[1] Vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. ꝛc. 149—151 625—626.

[2] Die Literatur zu den hier zitierten Arbeiten s. bei Korschelt-Heider, Literaturverzeichnis 733—750.

[3] Über Merogonie und Befruchtung (Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik XXXVI 753—775).

[4] Über Befruchtungs- und Teilungsvorgänge des tierischen Eis (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft XX, 1887).

kleinere Zwerglarven, die der Größe des betreffenden Eistückes entsprachen. Durch diese Experimente von Hertwig und Boveri zeigte sich somit, daß unter Umständen der Samenkern allein, ohne den Eikern, für die Befruchtung und Entwicklung des thierischen Eis genügt, ähnlich wie bei der Parthenogenese der Eikern allein, ohne den Samenkern, hierfür ausreicht. Giard deutete diese Erscheinung sogar einfachhin als männliche Parthenogenesis, indem hier dem Samenkern von seiten der kernlosen Eizelle das für seine Entwicklung nötige Cytoplasma geboten werde, ein Gedanke, der in etwas anderer Form von Verworn schon 1891 ausgesprochen worden war und von Rawitz (1901) in das neue Wort Ephebogenesis gekleidet wurde.

Morgan[1] erzog die Embryonen kernloser Seeigeleier nur bis zum 16zelligen Furchungsstadium, konnte aber feststellen, daß in den Kernen derselben bloß die Hälfte der normalen Chromosomenzahl (11 statt 22) jener Arten vorhanden war. Da die Spermakerne, die jene Eistücke befruchtet hatten, die reduzierte Chromosomenzahl besaßen, ist jenes Resultat begreiflich. Es zeigt in Übereinstimmung mit ähnlichen Erscheinungen bei der künstlichen Parthenogenese (vgl. oben S. 118), daß unter Umständen die Hälfte der normalen Chromosomenzahl für die Embryonalentwicklung des Eis genügt; ob diese Chromosomen vom väterlichen oder vom mütterlichen Kerne herstammen, bleibt sich für den Zweck der Embryonalentwicklung gleich, aber nicht für den Zweck der Vererbung, wie die folgenden Versuche von Boveri[2] mit hinreichender Wahrscheinlichkeit andeuten.

Zuerst stellte er Kreuzungsversuche zwischen zwei verschiedenen Gattungen von Seeigeln an, indem er die Eier von *Sphaerechinus granularis* mit dem Samen von *Echinus microtuberculatus* befruchtete. Die Pluteuslarven dieser beiden Gattungen (Fig. 22 u. 23) sind durch die viel schmalere Körperform bei *Echinus* und durch die verschiedene Ausgestaltung des Kalkskelettes leicht zu unterscheiden; dadurch gelang es Boveri, festzustellen, daß bei der Kreuzung der zwei Gattungen Bastardlarven (Fig. 24) entstehen, welche ungefähr in der Mitte zwischen den reinen Larven beider stehen und ein Gemisch der väterlichen und mütterlichen Gestaltungsverhältnisse erkennen lassen.

Nun ging Boveri dazu über, durch Schütteln teilweise fragmentierte Eier von *Sphaerechinus* mit dem Samen von *Echinus* zu befruchten. Unter den aus dem Schüttelmaterial erzogenen Larven zeigten einige den

---

[1] The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs (Archiv f. Entwicklungsmechanik II, 1895).

[2] Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften (Sitzungsberichte d. Gesellschaft f. Morph. u. Phys. München, 1889).

Bastardtypus (Fig. 24); diese Larven bezog Boveri auf unverletzte Eier oder auf kernhaltige Eistücke, in welche ein Spermatozoon der fremden Art eingedrungen war. Andere, besonders kleine Larven, sog. Zwergplutei, besaßen jedoch den reinen *Echinus*-Typus (Fig. 22). Boveri vermutet, daß diese letzteren aus kernlosen Eifragmenten von *Sphaerechinus* hervorgegangen seien und deshalb ganz den väterlichen Typus von *Echinus* repräsentierten, weil der Spermakern, der sie befruchtet hatte, der letzteren Gattung angehörte. Nach Boveris Auffassung waren diese Zwergplutei somit Organismen ohne mütterliche Eigenschaften. Hiermit wäre der Beweis erbracht, daß der Zellkern nicht bloß die Gestaltungsverhältnisse des Embryos beherrscht, sondern daß er der eigentliche Träger der Vererbung ist; denn nur der von väterlicher Seite stammende Zellkern, nicht aber das

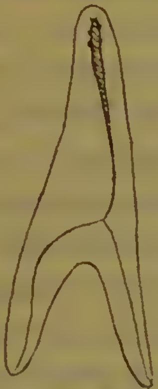


Fig. 22.

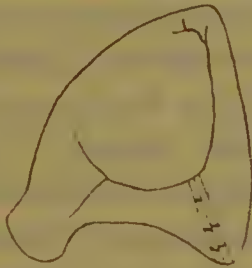


Fig. 23.



Fig. 24.

Seitenansicht der Pluteuslarven.

Fig. 22 von *Echinus*, Fig. 23 von *Sphaerechinus*, Fig. 24 von der Bastardform aus *Sphaerechinus* ♀ und *Echinus* ♂. (Schematisch nach Boveri aus Korschelt u. Heider.)

von mütterlicher Seite kommende Eiplasma hatte dem Embryo seinen spezifischen Charakter einer reinen *Echinus*-Larve verliehen.

Boveris Erklärung dieser Befunde wird dadurch noch wahrscheinlicher, daß die genannten Zwergplutei des *Echinus*-Typus einen deutlich kleineren Zellkern besaßen als gleich große Larven des Bastardtypus. Bei der Annahme, daß der Zellkern im ersteren Falle nur von einem der beiden Vorkerne stammte, in letzterem dagegen aus der Vereinigung zweier Vorkerne entstanden war, in ersterem Falle somit nur die halbe Chromatinmenge enthielt, ist diese Verschiedenheit der Kerngröße ganz selbstverständlich.

Gegen die Annahme Boveris, daß die bei seinen Bastardierungsversuchen entstandenen Zwerglarven vom reinen *Echinus*-Typus wirklich aus kernlosen Eifragmenten stammten und somit Organismen ohne mütterliche Eigenschaften seien, ist von Seeliger, Morgan, Driesch und Delage eine Reihe von Einwänden erhoben worden, denen gegenüber Boveri jedoch auch in seinen neuesten Arbeiten die früher von ihm gegebene Erklärung aufrecht

erhält. Yves Delage selbst zählt jene Experimente Boveris zu den expériences décisives, denen eine entscheidende Beweiskraft für die Lösung des betreffenden wissenschaftlichen Problems zukommt. In der Tat, wenn man berücksichtigt, daß erstens kernlose Bruchstücke von Seeigeleiern befruchtet werden können, und daß zweitens bei dem Boverischen Versuche der befruchtende Same einer fremden Art angehörte, so ist es sehr naheliegend, mit Boveri jene Zwerglarven, die nur väterliche Eigenschaften aufwiesen, als Entwicklungsprodukte kernloser Eier zu betrachten, welche ihren Kern und hiermit ihre Vererbungssubstanz nur von väterlicher Seite erhalten hatten.

Aus den von Boveri und andern Forschern über die Befruchtung kernloser Eistücke angestellten Versuchen geht jedenfalls hervor, daß unter Umständen der Samenkern allein für die Entwicklung des Eis genügt. Aber damit ist noch nicht gesagt, daß der Samenkern selber es sei, der den Entwicklungsvorgang anregt; es kann auch das Spermatocentrosoma sein, das mit dem Samenkern in das Ei eingedrungen ist. Hierfür spricht eine Beobachtung Boveris von 1887 über „partielle Befruchtung". Er sah in ein Seeigelei ein Spermatozoon eindringen. Der Kern desselben blieb nahe der Eiperipherie zurück, während das Centrosoma mit seinem Strahlenkranze allein zum Eikern hinwanderte, worauf die erste Furchungsteilung des Eikerns erfolgte. Der zurückgebliebene Spermakern verband sich dann erst mit einem der Tochterkerne des letzteren. Auch Wilson[1] glaubt, daß diese Beobachtung eine schöne Illustration zu Boveris Theorie biete, welche die normale Anregung zur Teilung der Eizelle vom Centrosoma des Spermakerns ausgehen läßt.

Weitere Aufschlüsse über diese interessante Frage geben die von H. E. Ziegler 1896 und 1898 angestellten Versuche mit Seeigeleiern, die er künstlich befruchtete und dann durch Einschnürung mittels feiner Fäden in je zwei Teile trennte[2]. In allen Fällen, in denen hierbei der Spermakern mit seinem Centrosoma und mit dessen Strahlensphäre in die eine Hälfte des Eis zu liegen kam, der Eikern allein dagegen in die andere Hälfte, furchte sich die erstere Eihälfte in gewöhnlicher Weise, während in letzterer am Eikern zwar ebenfalls eine Strahlung auftrat und wiederholte Anläufe zur Zellteilung genommen wurden, die jedoch nicht zur Durchführung gelangten. Hieraus scheint abermals zu folgen, daß bei der normalen Befruchtung das Spermatocentrosoma es ist, das den Eikern zur aktiven Teilung befähigen muß. Bei einigen der Boverischen Versuche (1897 und 1901), der Eier

[1] The cell[2] 190.

[2] Vgl. H. E. Ziegler, Experimentelle Studien über die Zellteilung. I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. II. Furchung ohne Chromosomen (Archiv f. Entwicklungsmechanik VI [1898], 2. Hft, 249—293).

von Seeigeln nach der Besamung in Bruchstücke zerlegte, erschienen allerdings auch in jenen Eihälften, die nichts vom Spermakern oder von dessen Centrosoma, sondern nur den Eikern enthielten, dennoch Strahlungen, die zu einigen Zellteilungen führten. Wilson, Winkler usw. sind geneigt, diese letztere Erscheinung darauf zurückzuführen, daß von dem Centrosoma des Spermatozoons sofort nach dem Eintritt desselben in das Ei eine Art von Fermentwirkung[1] auf das ganze Eiplasma stattfinde, durch welche auch die vom Centrosoma weiter entfernten Partien des Eis zur Teilung angeregt werden. Wir wären hiermit wieder auf die chemische Seite des Befruchtungsvorgangs verwiesen, über welche wir, wie bereits oben (S. 121 ff) dargelegt wurde, einstweilen nur unbestimmte Vermutungen hegen können.

Nun bliebe schließlich auf Grund der merogonischen Versuche noch die Frage zu beantworten: Vermag vielleicht sogar das Spermatocentrosoma allein, ohne den Spermakern und ohne den Eikern, eine regelmäßige Zellteilung und dadurch den Beginn der Embryonalentwicklung im betreffenden Eistücke zu bewirken? Bei einem von Boveri 1897[2] angestellten Experimente, der kernlose Bruchstücke der Eier von *Echinus* mit dem Sperma einer andern Seeigelgattung *(Strongylocentrotus)* befruchtete, ereignete es sich, daß die gesamte Kernsubstanz beider Kerne in die eine Eihälfte zu liegen kam, das Centrosoma allein dagegen in die andere. Hierauf furchte sich die erstere Eihälfte in regelmäßiger Weise; in der letzteren jedoch traten bloß fortgesetzte Teilungen der Centrosomen und der Attraktionssphären auf, ohne daß es zu einer Zellteilung gekommen wäre. Boveri schloß hieraus, daß, wenigstens bei den Seeigeln, mindestens ein Kern für die Zellteilung unerläßlich ist. Dagegen glaubt H. E. Ziegler, daß es ihm bei einem seiner Versuche von 1898 wirklich gelungen sei, eine „Furchung ohne Chromosomen" zu bewirken. In einem Ei von *Echinus microtuberculatus*, welches mit Sperma derselben Spezies befruchtet worden war, begab sich bei der ersten Teilung die gesamte Kernsubstanz beider Geschlechtskerne in die eine der Teilzellen, während in der andern ein Centrosoma mit seiner Strahlensphäre zurückblieb. Die kernhaltige Teilzelle furchte sich völlig regelmäßig, aber auch in der kernlosen Teilzelle erfolgte eine Reihe von Furchungen des Zellkörpers, die jedoch teilweise unvollständig waren und überhaupt unregelmäßig verliefen. Leider hat Ziegler bei diesem interessanten Versuche nicht durch Anwendung von Kernfarbstoffen, sondern nur durch Behandlung mit Essig-

---

[1] Vgl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. rc. 663—665.

[2] Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung (Sitzungsberichte d. physik.-medizin. Gesellsch. Würzburg).

säure den Nachweis geliefert, daß die scheinbar chromosomenlose Teilzelle wirklich kein Chromatin enthielt. Deshalb bleibt das Ergebnis immerhin noch zweifelhaft.

Uns scheint das Centrosoma auch in diesen Fällen der Merogonie nur ein biomechanisches Hilfsmittel für die Kernteilung, nicht aber ein selbständiges Teilungsorgan der Zelle darzustellen. Allerdings wird durch jene Versuche die Boverische Ansicht (vgl. oben S. 103 ff) bestätigt, daß bei den meisten tierischen Eiern das Centrosoma des Spermatozoons den nächsten Anlaß zur Zellteilung im normalen Befruchtungsprozesse gibt. Unbedingt nötig ist es jedoch für den Beginn der Embryonalentwicklung nicht. Dies bezeugen die oben (S. 111 ff u. 115 ff) erwähnten Erscheinungen der natürlichen und künstlichen Parthenogenese, wo ein männliches Centrosoma gar nicht im Spiele sein kann. Zudem legen manche der letzteren Tatsachen (vgl. oben S. 118) den Gedanken nahe, daß die Centrosomen gar keine bleibenden Organe der Zelle sind, sondern je nach Bedürfnis im Eiplasma neugebildet werden.

9. Rückblick und Schlußfolgerungen.

Wir stehen jetzt am Schlusse unserer Untersuchung über die Beziehungen der Zellteilung zu den Problemen der Befruchtung und Vererbung. Bei der großen Menge und Mannigfaltigkeit der zu berücksichtigenden Tatsachen und bei der fast ebenso großen Variabilität der hypothetischen Deutungen, die ihnen von verschiedenen Forschern zu teil geworden sind, ist es natürlich keine leichte Aufgabe, klare und bestimmte Schlußfolgerungen aus ihnen zu ziehen. Beinahe möchte man sagen: da sieht man ja vor lauter Bäumen den Wald nicht mehr!

Und doch ist auch der Wald als einheitliches Ganzes vorhanden, der aus den von zahlreichen Forschern mühevoll gepflanzten und gehegten Bäumen sich zusammensetzt. Und es sind auch Pfade durch diesen Wald vorhanden, allerdings erst Pfade, noch keine bequemen, breiten Fahrstraßen; denn der Wald ist noch ein Urwald, keine moderne Parkanlage.

Versuchen wir es nun, jene Pfade aufmerksam zu verfolgen, indem wir einen nochmaligen Überblick über die betreffenden Tatsachen geben und dabei die allgemeineren Gesetzmäßigkeiten derselben hervorheben. Wir wollen uns dabei jedoch nicht des Faschinenmessers der Theoretiker bedienen, welche die ihnen unbequemen Zweige und Äste einfach beseitigen, um sich reine Bahn für ihre subjektiven Ideen zu schaffen.

Sowohl die weibliche wie die männliche Keimzelle bereitet sich durch eine zweimalige Reifungsteilung auf ihre Vereinigung im Befruchtungsprozeß vor. Bei diesen vorbereitenden Teilungen erfolgt in beiden Keimzellen, wenn es nicht schon vorher geschehen ist, eine Reduktion

der Chromosomenzahl auf die Hälfte des normalen Bestandes im Vergleich zu den Körperzellen derselben Spezies. Durch den Befruchtungsakt wird die Normalzahl der Chromosomen wiederhergestellt, indem die Chromosomen des weiblichen und des männlichen Vorkerns in die Furchungsspindel des Eis zusammentreten und durch ihre Längsspaltung eine gleiche Anzahl von väterlichen und mütterlichen Chromosomen für die Tochterkerne der sich furchenden Eizelle liefern.

Die normale Befruchtung besteht also wesentlich in der Vereinigung zweier Keimzellen, einer männlichen und weiblichen, und zwar hauptsächlich in ihrer Kernvereinigung. Dies können wir nach den neuesten Forschungsergebnissen als gesichert betrachten. E. B. Wilson faßt dieses Resultat in seinem vortrefflichen Buche The cell[2] (1902) 230 in die Worte zusammen: We thus find the essential fact of fertilization and sexual reproduction to be a union of aequivalent nuclei; and to this all other processes are tributary. Dies gilt sowohl für das Tierreich wie für das Pflanzenreich. In Bezug auf letzteres sagt Wilson (S. 216): The essential fact is everywhere a union of two germnuclei — a process agreeing fundamentally with that observed in animals. Ähnlich spricht sich auch Richard Hertwig in der neuesten (sechsten) Auflage seines Lehrbuches der Zoologie (1903, 126) aus: „Da erst mit der Vereinigung der Geschlechtskerne die Befruchtung abgeschlossen ist, so gelangen wir zu dem fundamental wichtigen Satz, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung von Ei- und Spermakern besteht.“

Jene Kernvereinigung kann jedoch verschiedene Formen annehmen. Entweder führt sie — wie beim *Echinus*-Typus — zur Bildung eines ruhenden Furchungskerns, in welchem die Chromosomen der beiden Vorkerne bereits miteinander in Berührung treten, oder die beiden Vorkerne bleiben — wie beim *Ascaris*-Typus — getrennt und gruppieren erst in der Furchungsspindel ihre Chromosomen zu einer gemeinsamen Teilungsfigur. Ferner ist auch die Beteiligung der Centrosomen bei den Befruchtungsvorgängen verschieden. Bei der normalen Befruchtung des tierischen Eis spielt das männliche Centrosoma die Rolle eines Teilungsorgans, welches die Bildung der Furchungsspindel vorbereitet; bei der Befruchtung der höheren Pflanzen ist dagegen das Auftreten von Centrosomen nicht beobachtet. Bei manchen tierischen Eiern (z. B. *Myzostoma* nach Wheeler) scheint das Spermatocentrosoma als Teilungsorgan durch das Oocentrosoma ersetzt zu sein. Endlich beteiligt sich bei der physiologischen Überbefruchtung im Tierreich und bei der Doppelbefruchtung der Angiospermen im Pflanzenreich neben dem Eikern nicht bloß ein Spermakern, sondern zwei oder mehrere am Befruchtungsprozesse, wobei allerdings nur ein Spermakern, der mit dem Eikern ver-

schmilzt, eine eigentlich generative Aufgabe erfüllt, während den andern eine mehr vegetative Funktion, nämlich die Ausbildung des Nährmaterials für den Embryo, zufällt.

Bisher trafen wir stets zwei Kerne, den weiblichen und männlichen Vorkern, als Träger des befruchtenden Prozesses im Ei. Dasselbe begegnet uns auch bei den analogen Konjugationserscheinungen der einzelligen Organismen. Bei der künstlichen Befruchtung kernloser Eistücke dagegen ist der Spermakern allein beteiligt, und zwar bei den tierischen Eiern meist in Gesellschaft eines Spermatocentrosomas. Bei der parthenogenetischen Entwicklung der Eier endlich tritt überhaupt keine Befruchtung durch eine Samenzelle ein, sondern der Entwicklungsprozeß wird durch den Eikern allein geleitet, und zwar bei der natürlichen Parthenogenese unter Mitwirkung des Oocentrosomas, bei der künstlichen Parthenogenese unter Mitwirkung der im Eiplasma durch äußere Agentien neu gebildeten Centrosomen, die übrigens (nach Wasilieff) auch fehlen können. Das Centrosoma allein (ohne Ei- oder Spermakern) scheint höchstens für den Beginn eines Zellteilungsprozesses zu genügen, nicht aber für die erfolgreiche Durchführung desselben.

Ziehen wir nun das Fazit aus diesen Beobachtungen und Experimenten[1]. Aus ihnen scheint zu folgen, daß sowohl bei der normalen Befruchtung als auch bei der künstlichen Befruchtung kernloser Eistücke und bei der Parthenogenese, die ohne Befruchtung vor sich geht, dem Kern der Keimzelle die Hauptrolle zufällt. Die Centrosomen, über deren Ursprung aus dem achromatischen Kernmaterial oder aus dem Eiplasma ohnehin noch die Ansichten geteilt sind, scheinen uns eine mehr sekundäre Bedeutung als Hilfsmittel der Kern- und Zellteilung zu besitzen. Daß auch das Eiplasma bei den Vorgängen der Befruchtung und Entwicklung wesentlich mitwirkt, geht namentlich aus den Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese, welche zu den neueren chemisch-physikalischen Befruchtungstheorien Veranlassung gaben, zweifellos hervor.

Wie lautet nun die Antwort auf die schon von Aristoteles angeregte und im Streite der Ovulisten und Animalkulisten viele Jahrhunderte hindurch erörterte Frage: Ist das Wesen der tierischen und pflanzlichen Spezies in der Eizelle enthalten oder in der Samenzelle?

Manche Tatsachen, namentlich jene der natürlichen und künstlichen Parthenogenese (S. 111 ff, 115 ff), sind der aristotelischen Ansicht günstig, wonach der Stoff des neuen Individuums ganz in der Eizelle enthalten ist und von der Samenzelle nur die Anregung

[1] Vgl. hierzu auch Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte ɛc. 697—706 („Wesen und Bedeutung der Befruchtung“).

zur Entwicklung jenes Stoffes ausgeht[1]. In moderner Form haben wir diese Ansicht wiedergefunden in der Boverischen Befruchtungstheorie, welche das Ei als ein vollkommenes Uhrwerk ansieht, dem nur noch die Feder oder vielmehr der Uhrschlüssel zum Aufziehen der schon vorhandenen Feder fehlt; der Uhrschlüssel ist das Spermatocentrosoma, das den Teilungsvorgang des Eis auslöst. Derselbe aristotelische Grundgedanke ist auch in der chemisch-physikalischen Befruchtungstheorie von Delage enthalten, nach welcher die reife, unbefruchtete Eizelle in einem Zustand des labilen Gleichgewichts sich befindet; durch die Entwässerung des Eiplasmas, die durch den eingedrungenen Spermakern erfolgt, wird jenes Gleichgewicht gestört und das Ei zur selbständigen Entwicklung befähigt.

Andere ebenso wichtige Tatsachen stehen jedoch mit der Anschauung, daß nur die Eizelle das Wesen des neuen Individuums enthalte, in unlösbarem Widerspruche. Die Versuche über die künstliche Besamung kernloser Eistücke, namentlich die von Boveri hierbei erzielten Ergebnisse (vgl. oben S. 125), haben uns gezeigt, daß hier der Samenkern allein — ebenso wie bei der Parthenogenesis der Eikern allein — in Verbindung mit dem Eiplasma genügt, um aus dem Ei ein neues Individuum der betreffenden Art entstehen zu lassen. Die Entwicklungsanlage des neuen Individuums muß daher in der Kernsubstanz der Samenzelle ebenso wie in der Kernsubstanz der Eizelle an und für sich bereits ganz enthalten sein. Die Kerne beider Keimzellen haben somit in Bezug auf die Entwicklung des Embryos dieselbe „Werdemöglichkeit" („prospektive Potenz"), wie Driesch es ausdrückt.

Wir wenden uns jetzt zu einer dritten Erscheinungsreihe, nämlich zu den Tatsachen der normalen Befruchtung, welche für unsere Frage von der größten Bedeutung sind (vgl. oben S. 97 ff). Wir sahen daselbst, daß der Befruchtungsprozeß in einer Vereinigung der Kerne beider Keimzellen gipfelt und daß hierbei der anfänglich so unscheinbare Samenkern schließlich dem Eikern an Größe und Gestalt und an Zahl der Chromosomen völlig ebenbürtig gegenübersteht: Der Samenkern liefert für die Entstehung des neuen Individuums genau ebensoviel chromatisches Kernmaterial wie der Eikern; der Kernstoff der Furchungsspindel des Embryos stellt somit die Summe der Kernstoffe von Ei- und Samenzelle dar; das Wesen der tierischen oder pflanzlichen Spezies, wie es durch die normale Befruchtung erblich fortgepflanzt wird, ist so-

[1] Vgl. Aristoteles, De animalium generatione, cap. 2 (Aristotelis opera omnia, Ed. Didot III 320). Natürlich spricht Aristoteles nicht vom Zellcharakter der Zeugungselemente, da ihm derselbe unbekannt war.

mit erst in der Summe des chromatischen Kernmaterials beider elterlichen Vorkerne enthalten, und das Wesen der normalen Befruchtung gipfelt deshalb in der Kombinierung der beiderseitigen Chromosomen zu einem einzigen neuen Zellkern[1].

Aber wozu, so müssen wir fragen, wozu dient denn diese Summierung der väterlichen und mütterlichen Kernelemente bei dem normalen Befruchtungsprozeß? Ist dieselbe nicht vollkommen überflüssig, wenn das Wesen der Spezies in der Eizelle allein oder in der Samenzelle allein an und für sich bereits ganz enthalten ist? Wozu ferner die so weitgehende Verschiedenheit zwischen Ei- und Samenzelle bei den höheren Organismen, wo die Eizelle sehr groß und mit Nährplasma reichlich versorgt ist, während die Samenzelle winzig klein ist und nur aus einem cytoplasmatischen Schwanzfaden mit einem kernhaltigen Kopfe und einem Mittelstück besteht? Wozu ferner die verwickelten Vorgänge der Reifungsteilung, durch welche das Ei und die Samenzelle auf ihre künftige Vereinigung im Befruchtungsprozeß sich vorbereiten? Wozu alle diese komplizierten Einrichtungen? Sind sie nicht vollständig zwecklos?

Allerdings sind die zweierlei Keimzellen untereinander ursprünglich wesentlich gleichartig. Dies zeigt sich einerseits in der Embryonalentwicklung des einzelnen Individuums, wo die Ei- und Samenzellen aus gleichen Keimesanlagen hervorgehen und erst in späteren Entwicklungsstadien sich voneinander unterscheiden. Dies zeigt sich anderseits auch bei den Konjugationserscheinungen der einzelligen Organismen, wo die Isogamie, d. h. die Vereinigung zweier gleichartiger Keimzellen, theoretisch und tatsächlich den ursprünglichsten Zustand der Fortpflanzung durch Keimzellen darstellt (vgl. oben S. 109 bei *Pandorina morum*). Trotzdem ist die Differenzierung der weiblichen und männlichen Keimzellen im organischen Reiche und ihre Vereinigung durch den normalen Befruchtungsprozeß ein Vorgang von der höchsten teleologischen Bedeutung.

Um dieselbe klarer zu erkennen, müssen wir mit Boveri, Weismann, R. Hertwig, Y. Delage usw. einen doppelten Zweck der Befruchtung unterscheiden:

1. die Anregung zur Entwicklung des neuen Individuums und 2. die kombinierte Übertragung der Eigenschaften zweier Eltern auf dieses Individuum.

1. Der erste dieser beiden Zwecke kann sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich auch auf andern Wegen als durch die Befruchtung erreicht

[1] Hieraus erklärt sich auch, weshalb die Zahl der Chromosomen in den Körperzellen der Tiere und Pflanzen stets eine gerade, niemals eine ungerade ist. Vgl. im 5. Kapitel S. 77.

werden. Dies sahen wir ja schon bei den Infusorien und andern einzelligen Organismen, welche durch bloße Zweiteilung oder durch Auflösung einer Zellenkolonie in einzelne Zellindividuen sich vermehren und fortpflanzen. Wenn bei ihnen auch von Zeit zu Zeit Perioden der Konjugation zwischen die Perioden der ungeschlechtlichen (agamen) Vermehrung sich einschieben müssen, so besteht doch nach R. Hertwigs neueren Beobachtungen kein direkter Zusammenhang zwischen der Konjugation und der Vermehrung der Individuen durch Teilung. Auch bei jenen vielzelligen Tieren und Pflanzen, welche durch Knospenbildung sich fortpflanzen, bemerken wir, daß die Entstehung neuer Individuen hier unabhängig ist von einem Befruchtungsprozesse. Noch klarer zeigt sich dies bei jenen Pflanzen, die durch Ableger oder Knollen bis ins Unbegrenzte sich vervielfältigen lassen, ohne daß eine Schwächung des organischen Wachstums einträte; als Beispiele nennen wir nur die Weinrebe und die Kartoffel. Dasselbe beweist auch die ausschließlich geschlechtslose Fortpflanzung von *Laminaria* und andern Pflanzen. Auch die Tatsachen der natürlichen Parthenogenese im Tier- und Pflanzenreiche sprechen dafür, daß die Entwicklung eines neuen Individuums aus dem Ei nicht notwendig an die Befruchtung des letzteren gebunden ist.

Trotzdem ist nicht zu leugnen, daß der normale Befruchtungsprozeß dort, wo er tatsächlich die Regel bildet, auch für den ersten der beiden Zwecke, nämlich für die Anregung zur Entstehung eines neuen Individuums, von großer, ja von wesentlicher Bedeutung ist.

Nach Bütschlis Auffassung bedarf die organische Substanz einer periodischen Verjüngung ihrer Lebensfähigkeit. Das Vermögen des Wachstums und der Vermehrung der Zellen wird im Lebenslaufe des Individuums allmählich abgeschwächt und abgenutzt, weshalb schließlich der Tod durch Altersschwäche eintreten muß. Damit nun mit dem Individuum nicht auch die Art dem Tode anheimfalle, müssen gewisse Zellen des Individuums, die Keimzellen, mit den Keimzellen eines andern Individuums durch die Befruchtung sich vereinigen, um dadurch in ihrer Lebenskraft regeneriert, verjüngt zu werden. Dieser Gedanke Bütschlis ist ohne Zweifel recht naheliegend. Trotzdem wurde er von Weismann noch neuerdings in dessen „Vorträgen über Deszendenztheorie“ [1] heftig bekämpft. Weismann sieht nämlich vermöge seiner Keimplasmatheorie die Keimzellen als „potenziell unsterblich“ an, und deshalb kann bei ihnen von Senilität, die einer Verjüngung bedarf, keine Rede sein. Aber auch Weismann wagt nicht in Abrede zu stellen, daß mit der Befruchtung eine Kräftigung des Stoffwechsels oder der Konstitution der Keimzellen verbunden sei, welche tatsächlich von einer Verjüngung ihrer Lebensfähigkeit wenig verschieden sein dürfte.

[1] I (1902) 360.

Deshalb ist derselbe Gedanke Bütschlis auch neuerdings von R. Hertwig[1] in etwas anderer Form und mit neuer Begründung zur Geltung gebracht worden. Hertwig sieht sowohl in den Konjugationsvorgängen der Einzelligen wie in den Befruchtungserscheinungen der Vielzelligen eine wichtige Reorganisation der organischen Substanz, wobei er besondern Nachdruck darauf legt, daß durch dieselbe das für den Lebensprozeß geeignetste Wechselverhältnis zwischen Kern und Cytoplasma der Zelle wiederhergestellt werde. Während R. Hertwig in seiner Theorie die physiologische Wechselwirkung der verschiedenen Bestandteile der Zelle besonders betont, hat kürzlich A. Bühler[2] auf die chemische Natur der Stoffwechselvorgänge in den lebenden Zellen eine eigene Verjüngungstheorie gegründet, welche er in folgenden Satz zusammenfaßt (S. 89): „Ich komme also zu dem Schluß, daß durch den Akt der Befruchtung dem neuen Organismus etwas wieder verliehen wird, was dem alten im Leben und durch den Prozeß des Lebens selbst mehr und mehr abhanden kam bis zum schließlichen Tode: eine molekulare Konstitution seiner Bauelemente, welche dieselben befähigt zum Stoffwechsel und damit zur Grundlage aller Lebensvorgänge."

Wie wir uns die Verjüngung der Entwicklungsfähigkeit der Keimzellen speziell im normalen Befruchtungsprozeß vorzustellen haben, darüber bestehen verschiedene Ansichten bei verschiedenen Forschern, wie aus obigen Darlegungen bereits zur Genüge erhellt; wir wollen daher nur auf einige jener Auffassungen hier nochmals zurückkommen.

Nach Boveri und Strasburger wird der Eizelle durch das Centrosoma der Samenzelle neues Bewegungsplasma zur Verfügung gestellt, während das Nährplasma der Eizelle der Entwicklung des Samenkerns zu gute kommt. Nach Y. Delage verjüngt der Samenkern die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle dadurch, daß er das Eiplasma entwässert, während der Samenkern seinerseits durch eben diese Wasseraufnahme zum männlichen Vorkerne heranwächst. Endlich dürfen wir auch nicht übersehen, daß mit den Reifungsteilungen der beiden Keimzellen wahrscheinlich ebenfalls eine Verjüngung ihrer Entwicklungsfähigkeit verbunden ist, welche jedoch bereits zur Voraussetzung hat, daß die reduzierte und dadurch verjüngte Kernsubstanz beider Zellen im Be-

[1] Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung (Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissenschaften München XXXII [1902] 57—73); Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle (Biolog. Zentralblatt 1903, Nr 2 u. 3); Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, München 1903 (Separat-Abdruck aus Münchener Medizin. Wochenschrift L).

[2] Alter und Tod; eine Theorie der Befruchtung (Biolog. Zentralblatt XXIV [1904], Nr 2 3 u. 4).

fruchtungsprozeß zur Bildung eines neuen, besonders lebenskräftigen Zellkerns sich wieder verbinden soll; denn wenn diese Vereinigung unterbleibt, so sterben ja beide Zellen gewöhnlich ab, ohne sich weiter zu entwickeln. Wir sehen daher auch hier wieder ziemlich klar ausgedrückt, daß der Kernvereinigung der beiden Keimzellen durch die Befruchtung noch ein anderes, höheres Ziel vorgesteckt sein muß als die bloße Verjüngung der Lebensfähigkeit der einzelnen Keimzellen; denn die Differenzierung der Keimzellen in Ei- und Samenzellen und die damit verbundene physiologische Arbeitsteilung beider hat ja ebenso wie die Reifungsteilungen der beiden Keimzellen gerade zur Folge, daß die Eizelle allein und die Samenzelle allein zu einer selbständigen Weiterentwicklung unfähig gemacht werden: nur aus der Vereinigung beider soll das neue Leben des Embryos hervorgehen. Und der Zweck dieser Vereinigung ist der zweite der von uns obenerwähnten Zwecke der Befruchtung: nämlich die kombinierte[1] Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen.

2. Dieser Zweck kann in der Tat nur durch die Befruchtung bei den höheren Organismen oder durch die entsprechenden Konjugationsvorgänge bei den niedern Organismen erreicht werden. Bei der ungeschlechtlichen (agamen) Fortpflanzung vermögen sich nur die Eigenschaften eines Individuums auf seine Nachkommen zu übertragen; ebenso auch bei der eingeschlechtlichen Fortpflanzung. Die parthenogenetisch sich entwickelnde Eizelle kann nur mütterliche Eigenschaften auf das neue Wesen vererben, und in ähnlicher Weise — wenn man Boveris diesbezügliche Beobachtungen als beweiskräftig anerkennt — ist bei der Befruchtung kernloser Eistücke nur der väterliche Samenkern der einzige Träger der Vererbung. Bei der normalen Befruchtung dagegen werden die Eigenschaften zweier Eltern vereinigt oder gemischt auf die Nachkommen übertragen. Diesem Zwecke sind alle die Befruchtung vorbereitenden und begleitenden morphologischen und physiologischen Prozesse in den Keimzellen gleichsam dienstbar geworden.

Darin stimmen alle modernen Zellenforscher überein, daß in der Reduktion der Chromosomenzahl in den reifen Keimzellen, in der Wiederherstellung der ursprünglichen Zahl durch die Summierung der Chromosomen des männlichen und weiblichen Vorkerns, sowie in der gleichmäßigen Verteilung der von väterlicher und mütterlicher Seite stammenden Chromosomen

[1] Daß die Vererbung an sich nicht an die Befruchtung gebunden ist, braucht wohl kaum bemerkt zu werden, da es aus sämtlichen Fällen ungeschlechtlicher oder eingeschlechtlicher Fortpflanzung hervorgeht. Vgl. auch Reinke, Einleitung in die theoret. Biologie 413—414.

bei dem Furchungsprozesse der befruchteten Eizelle ein Vorgang von hoher regulatorischer Wichtigkeit liegt, dem wir mit E. B. Wilson[1] und J. Reinke[2] eine eminent finale, teleologische Bedeutung zuerkennen müssen.

Suchen wir uns zuerst den Reduktionsvorgang klar zu machen, durch welchen die Chromosomenzahl in den Keimzellen auf die Hälfte herabgesetzt wird[3]. Hier liegt die Erklärung Weismanns[4], O. Hertwigs[5] usw. ohne Zweifel sehr nahe, daß durch jene Einrichtung die Summierung der Erbmassen verhütet werden soll. Wenn die Chromosomenzahl in den Körperzellen einer bestimmten Tier- oder Pflanzenart eine bestimmte, konstante Größe n darstellt, so würde, falls keine Reduktion derselben vor der Befruchtung einträte, die befruchtete Eizelle und die aus ihr hervorgehenden Körperzellen der nächsten Generation bereits sämtlich 2 n Chromosomen besitzen — und so fort in arithmetischer Progression bis zur Vermehrung der Chromosomenzahl ins Unendliche. Da nun aber die Chromosomen jeder Art eine bestimmte, wennugleich innerhalb gewisser Grenzen wechselnde Maximalgröße besitzen, so würde daraus folgen, daß entweder die sämtlichen Körperzellen der betreffenden Individuen schließlich nur noch aus lauter Chromosomen beständen, oder daß die Zellengröße und Körpergröße jener Wesen bis ins Ungeheuerliche wachsen müßte, so daß der Erdball keinen Platz mehr für sie hätte. Beide Folgerungen sind aber offenbar gleich unannehmbar und führen zu handgreiflichen Chimären. Im ersteren Falle erhielten wir Geschöpfe, die unzweckmäßiger gebaut wären als eine nur aus lauter Köpfen bestehende fabelhafte Hydra; im letzteren Falle erhielten wir Giganten, die mit ihren Köpfen bis an den Mond reichten. Also ist irgend eine regelmäßig eintretende Verminderung der Chromosomenzahl in den Keimzellen wohl als notwendig zu bezeichnen.

Aber dieselbe könnte, verbunden mit einer entsprechenden quantitativen Verminderung der Chromatinmenge, an und für sich auch auf anderem Wege erfolgen, als es bei den tatsächlichen Reduktionsvorgängen, welche die Befruchtung vorbereiten, der Fall ist. Sie könnte ja auch durch regulatorische Vorgänge nach der Befruchtung bewirkt werden, indem ein Teil der Chromosomen sich auflöste und dem Zellprotoplasma einverleibt würde. Daher haben Weismann, O. Hertwig und andere Forscher die Vermutung

---

[1] The cell in development and inheritance[2] (1902), Chapt. 5, 233—288.

[2] Einleitung in die theoretische Biologie 442.

[3] Vgl. oben S. 91 ff; ferner namentlich Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. 2c. 606—613 („Wesen und Bedeutung der Chromatinreduktion").

[4] Vorträge über Deszendenztheorie I (1902) 331 ff.

[5] Die Zelle und die Gewebe I, Jena 1892; II, Jena 1898, Kap. 9.

ausgesprochen, daß es sich bei den Reduktionsvorgängen „um die Elimination von bedeutungsvollen Organisationsteilchen handle“; Weismann insbesondere läßt durch sie „bestimmte Ahnenplasmen“ aus den elterlichen Keimzellen beseitigt werden. Mit andern Worten: Die numerische und quantitative Reduktion des Chromatins ist nach der Ansicht dieser Autoren auch mit einer qualitativen Reduktion verbunden[1]. Wie dieselbe erfolgt und welches ihre eigentliche Bedeutung ist, darüber besteht jedoch eine große Meinungsverschiedenheit. Ja einige Forscher, wie Yves Delage[2], bestreiten sogar schlechthin die Notwendigkeit und die Nützlichkeit einer solchen qualitativen Reduktion des Chromatins.

Trotz aller dieser und noch mancher anderer Schwierigkeiten und Bedenken können wir doch nicht umhin, der Tatsache, daß vor der normalen Befruchtung die Chromosomenzahl der Keimzellen regelmäßig auf die Hälfte herabgesetzt wird, um dann durch die Befruchtung wieder auf die Normalzahl gebracht zu werden, eine hohe teleologische Bedeutung zuzuerkennen. Die Reifungsprozesse der Keimzellen zielen offenbar hin auf die folgende Befruchtung. Ohne die Zweckbeziehung zu letzterer wären sie nicht bloß sinnlos, sondern sogar schädlich zu nennen, weil durch sie die Eizelle zu weiteren Teilungen unfähig und dadurch zum Absterben verurteilt wird, falls keine Befruchtung erfolgt. In noch höherem Grade gilt dies für die Samenzelle, deren ganzer Bau nur darauf abzielt, daß durch sie eine Eizelle befruchtet werde. Es muß also doch in jenen Erscheinungen ein tief bedeutsames teleologisches Element verborgen sein. Und dieses Element liegt eben darin, daß durch die Vereinigung der Kernsubstanzen von Ei- und Samenzelle eine Vererbung der Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen ermöglicht wird. Durch die Reduktion der Chromosomenzahl in den beiden Vorkernen, durch die Vereinigung der beiden Kerne im Befruchtungsvorgang und durch die gesetzmäßige Verteilung einer gleichen Anzahl von väterlichen und mütterlichen Chromosomen auf die Tochterkerne der sich nunmehr teilenden Eizelle wird auf eine höchst einfache und sichere Weise die kombinierte Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen bewirkt.

Tatsächlich besteht ja sowohl im Tier- wie im Pflanzenreiche dieselbe Macht der Vererbung von väterlicher wie von mütterlicher Seite, ob-

[1] Vgl. hierüber auch Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte 2c. 149 u. 712 ff.

[2] Les théories de la fécondation 131.

wohl die Samenzelle oft nur den tausendsten oder hunderttausendsten Teil der lebenden Protoplasmasubstanz besitzt[1], den die Eizelle ihr eigen nennt. Dies ist nur daraus erklärlich, daß eben die Kerne beider Keimzellen und in diesen Kernen die Chromosomen derselben die hauptsächlichen materiellen Träger der erblichen Eigenschaften sind, wie schon O. Hertwig[2] 1898 ausgesprochen hatte. Auch Boveri sagt hierüber ganz zutreffend[3]: „So verschieden die männlichen und weiblichen Keimzellen sind, in einem sind sie doch gleich, in ihrer Kernsubstanz. Ununterscheidbar steht schließlich der herangewachsene Spermakern dem Eikern gegenüber, in vollster Gleichheit nach Größe, Form und Zahl liegen die väterlichen und mütterlichen Kernelemente nebeneinander, mit unübertrefflicher Sorgfalt wird bewirkt, daß sie in gleicher Kombination auf die Tochterzellen und, wie wir annehmen dürfen, auf alle Zellen des neuen Individuums übergehen[4]. In diesen väterlichen und mütterlichen Kernelementen müssen wohl die dirigierenden Kräfte liegen, welche dem neuen Organismus neben den Merkmalen der Spezies die individuellen Eigenschaften der beiden Eltern kombiniert aufprägen. Und diese Kombination der Kernsubstanzen als Qualitätenträger wäre also das Ziel aller Paarung vom Infusionstierchen bis zum Menschen."

Wir haben somit in unserer vorliegenden Studie über die Probleme der Befruchtung und Vererbung wenigstens ein bedeutsames Resultat gefunden, das wir als ziemlich gesichert betrachten können: Die Befruchtung besteht wesentlich in der Kernvereinigung zweier Keimzellen, und durch diese Kernvereinigung werden die elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen; die Chromosomen des Zellkerns zeigen sich dabei als die nächsten materiellen Träger der Vererbung in der organischen Welt.

Vor allem sei hier nochmals darauf aufmerksam gemacht, daß bei der Kernvereinigung, die in der Befruchtung erfolgt, die Chromosomen der beiden Vorkerne ihre Selbständigkeit bewahren. Mag nun — wie beim *Echinus*-Typus[5] — eine Verschmelzung des männlichen und

---

[1] Bei einem Seeigel *(Toxopneustes)* beträgt das Volumen der Samenzelle sogar nur $^1/_{400000}$ bis $^1/_{500000}$ von jenem der Eizelle (Wilson, The cell[2] 134).

[2] Die Zelle und die Gewebe II 232 ff.

[3] Das Problem der Befruchtung 35.

[4] Zunächst gilt dies für die Zellen der Keimbahn des neuen Individuums. Für die Körperzellen kann eine Abweichung von diesem Gesetze stattfinden, indem ein Teil der Chromatinschleifen abgestoßen wird. Vgl. oben S. 101 ff und die unten S. 140 folgenden Ausführungen.

[5] Vgl. oben S. 99 u. 129 über die Verschiedenheit dieser beiden Typen des Befruchtungsvorganges.

weiblichen Vorkerns zu einem gemeinsamen ruhenden Furchungskerne stattfinden, oder mögen — wie beim *Ascaris*-Typus — die beiden Vorkerne geschieden bleiben, bis sie in der ersten Furchungsspindel des befruchteten Eis sich auflösen: in beiden Fällen bleiben die Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs getrennt, teilen sich selbständig und verteilen ihre Spalthälften gleichmäßig auf die beiden Tochterkerne des ersten Furchungsstadiums des Eis. Ja diese Selbständigkeit der von den beiden Eltern stammenden Chromatinanteile läßt sich, wie V. Haecker[1] gezeigt hat, in günstigen Fällen sogar von dem Kerne der befruchteten Eizelle an hindurch verfolgen durch zahlreiche Zellengenerationen bis in die Kerne der Keimzellen des aus jener Befruchtung hervorgegangenen neuen Individuums! Eben diese Selbständigkeit der Chromatinelemente ist es, was Boveri als „Individualität der Chromosomen" bezeichnet und was diese morphologischen Zellteile gewissermaßen zu den sichtbaren Trägern der Vererbung stempelt.

Wenn Boveris gut begründete Hypothese von der Individualität der Chromosomen[2], die allerdings von einigen andern Forschern, wie Yves Delage, bestritten wird, sich vollkommen bestätigen sollte, so würde dadurch ohne Zweifel unser Verständnis der materiellen Grundlagen der Vererbung wesentlich erleichtert. Nach Boveri sind die Chromosomen während der Kernteilung im Ruhezustande, und in diesem zeigen sie ihre scharf begrenzte Gestalt und ihre starke Färbbarkeit für Kernfarbstoffe, durch welche sie in bestimmter Zahl klar sichtbar werden. Wenn die neuen Kerne der Tochterzellen sich gebildet haben, so kehren in ihnen die Chromosomen aus dem Ruhezustand wieder in den Tätigkeitszustand zurück, in welchem sie alle Lebensfunktionen der Zelle beherrschen; sie legen sich nun mit ihren freien Enden aneinander, verbinden und verfilzen sich gleichsam untereinander durch amöboide Fortsätze, so daß sie einen vielfach verschlungenen Chromatinfaden oder ein Chromatinnetzwerk oder Wabenwerk bilden. Erst bei der nächsten Zellteilung treten dann die Chromosomen in derselben Form, in derselben Zahl und in derselben Anordnung wie früher, also in derselben „Individualität", wiederum voneinander getrennt hervor, in ähnlicher Weise

[1] Über die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen (Anatomischer Anzeiger XX, 1902). Auch Rabl, Boveri und Rückert haben ähnliche Beobachtungen gemacht. Vgl. Wilson, The cell ^{2} 208.

[2] Vgl. hierüber auch Wilson a. a. O. 294—301. — Daß man die Chromosomen nicht als „Individuen" im strengen Sinne aufzufassen hat, bedarf wohl keiner Erwähnung, zumal auch Boveri sich dieselben keineswegs so denkt. Sie bilden nach ihm nur bestimmt begrenzte und einer bestimmten selbständigen Teilung und Neuergänzung fähige Teile der Zelle.

wie die Elemente des Wasserstoffs und Sauerstoffs, aus denen das Wasser sich gebildet hat, bei der Auflösung desselben in seine chemischen Bestandteile wiederum hervortreten. Wie man daher in den chemischen Verbindungen eine Fortdauer der Elementarformen in denselben annehmen kann, so kann man auch eine gleichsam latente Fortdauer der Individualität der Chromosomen als der materiellen Träger der organischen Entwicklungsgesetze während des ganzen Zellenlebens annehmen.

Wir sagten soeben (S. 138) mit Boveri, daß bei den Furchungsteilungen der befruchteten Eizelle die Chromosomen der Furchungsspindel in gleicher Kombination auf alle Zellen des neuen Individuums übergehen. Die Ausnahmen hiervon, auf welche wir bereits oben (S. 101 ff) kurz hinwiesen, bestätigen die Boverische Anschauung, daß die Chromosomen eine gewisse individuelle Selbständigkeit besitzen[1]. Bei der Furchung der Eizelle von *Ascaris megalocephala* var. *bivalens* bleiben die vier Chromosomen der Furchungsspindel vom zweizelligen Furchungsstadium an nur in jenen Tochterzellen erhalten, welche die Keimzellen des neuen Individuums liefern, während sie in jenen Tochterzellen, aus denen die Körperzellen hervorgehen, eine auffallende Veränderung erleiden: hier werden die beiden Enden der Chromosomen abgestoßen und gehen verloren, und das übrigbleibende Mittelstück löst sich in eine Reihe kleiner Stäbchen auf. In derselben Form und Anordnung erscheinen nun die Chromosomen auch in den folgenden Zellteilungen wieder, welche Körperzellen liefern; in den Zellen der Keimbahn dagegen bleibt die ursprüngliche Zahl, Form und Anordnung der Chromosomen bewahrt, bis schließlich vor den Reifungsteilungen der Keimzellen die bekannte Chromatinreduktion eintritt, durch welche die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte herabgesetzt wird, um dann durch die Befruchtung wieder auf die Normalzahl ergänzt zu werden. Biologisch gesprochen heißt dieses morphologische Resultat: Die Chromosomen der Keimbahnen stellen die kontinuierlichen Träger der Vererbung für die betreffende Organismenart dar. Auch bei einem Schwimmkäfer *(Dytiscus)* hat Giardina[2] 1901 Vorgänge beschrieben, welche eine

[1] Außer Boveris Vortrag: „Das Problem der Befruchtung" (Jena 1902) vergleiche man für dessen Theorie über die Individualität der Chromosomen besonders noch folgende Arbeiten desselben Forschers: Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns (Verhandl. d. physikal.-medizin. Gesellschaft Würzburg XXXV [1902] 67—90); Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz (Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft 1903, 10—33); Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904. Eine gute Darstellung der Entwicklung jener Individualitätshypothese bis 1900 gibt Wilson, The cell[2] 294—301.

[2] Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus (Internation. Monatschr. f. Anatomie u. Physiologie XVIII, 1901).

Kernverschiedenheit zwischen Fortpflanzungszellen und Körperzellen zeigen. Auch hier bleiben in der Bahn der ersteren Chromatinteile erhalten, welche in der Bahn der letzteren verloren gehen.

Sehr bedeutungsvoll sind ferner die neuentdeckten Tatsachen, welche für eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen innerhalb ein und desselben Zellkerns sprechen[1]. Hier sei nur erwähnt, daß in der Spermatogenese verschiedener Insekten (namentlich bei Wanzen, Käfern und Geradflüglern) ein sog. überzähliges oder akzessorisches Chromosom[2] gefunden wurde, welches bei der letzten Reifungsteilung in eine der beiden Samenzellen unverändert übergeht, während es in der andern fehlt. Ferner hat Sutton (1900 und 1902) bei der Samenbildung einer Heuschrecke *(Brachystola magna)* beobachtet, daß in den sekundären Spermatogonien (Samenbildungszellen) durch neun Zellgenerationen hindurch nicht bloß das überzählige Chromosoma stets wieder erscheint, sondern daß auch unter den übrigen Chromosomen derselben Zellen zwei verschiedene Größengruppen existieren, die stets paarweise vorkommen. Wenn wir endlich berücksichtigen, daß das in den Erscheinungen der Bastardbefruchtung tatsächlich bestätigte Mendelsche Gesetz der Varietätenbildung bei Annahme der Bovesischen Theorie von der Individualität der Chromosomen auf eine ganz einfache morphologische Grundlage sich zurückführen läßt, wie Boveri jüngst gezeigt hat[3], so liegt es allerdings sehr nahe, den Chromosomen eine gewisse individuelle Selbständigkeit zuzuerkennen, durch welche sie zu den materiellen Trägern der Vererbung werden.

Wir haben jetzt als den Hauptzweck der Befruchtung die Qualitätenmischung kennen gelernt, durch welche die elterlichen Eigenschaften kombiniert auf die Nachkommen übertragen werden; ferner haben wir gesehen, daß den Chromosomen des Zellkerns bei dieser Übertragung jedenfalls die Hauptrolle zufällt. Aber da erhebt sich noch die weitere Frage: Welchen Zweck verfolgt denn jene Qualitätenmischung? Warum ist sie von so hoher Bedeutung für den Bestand der organischen Arten, daß die Natur so mannigfaltige und so gesetzmäßige Einrichtungen zu ihrer Sicherung getroffen hat?

---

[1] Eine kurze Zusammenstellung derselben s. bei Boveri, Über die Konstitution der chromat. Kernsubstanz 20—26.

[2] Zur Geschichte desselben s. Wilson, The cell[2] 271—272; Korschelt und Heider, Vergleichende Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. Allgem. Teil 599—601; R. de Sinéty, Recherches sur les Phasmes (1901) 123—126; Sutton, The spermatogonial divisions in *Brachystola magna* (Kansas Quarterly Journ. 1900 u. 1902).

[3] Über die Konstitution der chromat. Kernsubstanz 32—33. Auch J. Reinke (Einleitung in d. theoretische Biologie 539) glaubt, daß das Mendelsche Gesetz für die Bedeutung der Chromosomen als Vererbungsträger spreche.

Hierüber bestehen bei den verschiedenen Theoretikern teilweise widersprechende Ansichten. Wir werden wohl mit Recht annehmen dürfen, daß auf Rechnung dieser Qualitätenmischung wenigstens ein Teil der „verjüngenden" oder „regenerierenden" Wirkung zu setzen ist, welche Bütschli, R. Hertwig, A. Bühler usw. dem Befruchtungsprozeß zuschreiben; über letztere haben wir uns bereits oben geäußert (S. 133). Es bleibt also an dieser Stelle nur noch die Frage zu beantworten: Welche Bedeutung besitzt die Qualitätenmischung für die Stammesentwicklung der Arten? Wirkt sie in konservativem oder in liberalem Sinne? Befördert sie die Konstanz der Arten oder bietet sie ein wesentliches Mittel zur Veränderung derselben?[1]

Ch. Darwin, Spencer, Romanes, Hatschek, O. Hertwig u. a. sahen in jener Mischung der elterlichen Eigenschaften, die durch die Befruchtung bewirkt wird, ein Mittel zur Ausgleichung der individuellen Abänderungen; sie sind daher der Ansicht, daß hierdurch die Art in ihrer Reinheit bewahrt wird, also „konstant" bleibt. Eine neue Varietät, Rasse oder Art könnte somit nach der Auffassung dieser Autoren erst dann entstehen, wenn die Möglichkeit der Kreuzung zwischen den Individuen derselben Art durch äußere oder innere Ursachen auf bestimmte, engbegrenzte Individuengruppen beschränkt wird, die dann ihre eigentümlichen Charaktere weiter fortzupflanzen und zu steigern vermögen. Auf diesem Gedanken beruht die Wagnersche Migrationstheorie, die Theorie der physiologischen Selektion von Romanes usw.

Eine ganz entgegengesetzte Ansicht vertritt dagegen August Weismann[2]. Nach ihm ist gerade die Amphimixis, d. h. die durch die Befruchtung erfolgende Qualitätenmischung, das mächtigste Mittel für die Veränderung der Arten. Durch sie werden nämlich mannigfaltige neue Kombinationen der Kernelemente geschaffen und dementsprechend auch neue Variationen der erblichen Eigenschaften in den Nachkommen hervorgebracht. Diese Variationen bieten dann ein reiches Material für die Naturauslese, welche aus ihnen neue Rassen und Arten „heranzüchtet".

Auf den ersten Blick hat diese Theorie etwas sehr Bestechendes. Nehmen wir an, der männliche und der weibliche Vorkern der Keimzellen einer Organismenart habe vor ihrer Vereinigung im Befruchtungsprozeß je 8 Chromosomen besessen, und diese 16 Chromosomen seien untereinander qualitativ verschieden. Dann können dieselben in der Furchungsspindel des befruchteten Eis paarweise untereinander nicht weniger als 64 verschiedene Kombinationen eingehen, also 64 untereinander und von den Eltern qualitativ

[1] Vgl. hierüber auch Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. rc. 702 ff.

[2] Vgl. dessen Vorträge über Deszendenztheorie I (1902) 355 ff; II 216—267.

verschiedene Nachkommen erzeugen. Nun ist aber tatsächlich die Chromosomenzahl bei den meisten Tier- und Pflanzenarten eine weit höhere als 16[1]; also ist auch die durch die Befruchtung gebotene Variationsmöglichkeit meist eine entsprechend höhere. Es scheint somit in der Tat, daß durch jene Qualitätenmischung ein ungeheuer reiches Material für die Naturauslese geboten werde. Auch Boveri[2] schließt sich der Anschauung Weismanns insofern an, als er glaubt, daß die Qualitätenmischung, welche den Hauptzweck der Befruchtung darstellt, wenigstens eines, und zwar eines der wirksamsten Mittel sei, durch welche die Entwicklung der organischen Arten von den einfachsten Urformen bis zu den höchsten Tieren und Pflanzen stattgefunden habe.

Dennoch glaube ich, daß die durch die Befruchtung erfolgende Qualitätenmischung (Amphimixis) nicht von so großer Bedeutung für die Entwicklungstheorie sein dürfte, wie Weismann glaubt[3]. Wir sehen hier ab von den mannigfaltigen sachlichen Schwierigkeiten, die sich gegen dieselbe erheben lassen. So ist z. B. nicht selten bei sehr nahe verwandten Arten von Tieren oder von Pflanzen — z. B. innerhalb der Würmergattung *Ascaris* — die Zahl der Chromosomen eine sehr verschiedene, während sie anderseits ebenso oft bei systematisch weit voneinander entfernten Formen dieselbe ist, z. B. 24 beim Frosch, beim Salamander, bei der Maus, beim Salm, bei einem Krebstier *(Branchipus)*, bei einer Wanze *(Pyrrhocoris)* und bei der Lilie. Es müßte somit erst experimentell bestätigt werden, daß die Variabilität der betreffenden Arten in einem direkten Abhängigkeitsverhältnis von ihrer Chromosomenzahl stehe. Weismann hat diesen Schwierigkeiten übrigens bereits dadurch vorgebeugt, daß er in seiner Determinantentheorie nur die größeren Komplexe von Vererbungsträgern (die Ide) den Chromosomen entsprechen läßt; diese ihrerseits sollen wieder aus einer großen Zahl von kleinen Vererbungsträgern (Determinanten) aufgebaut sein, welche den Chromomeren oder den kleinsten Chromatinkörnern der Chromosomen gleichwertig sein und wieder selbständig und unabhängig voneinander variieren sollen. Da wir über die feinere Zusammensetzung der Chromosomen vom tatsächlichen Standpunkte aus nur sehr wenig wissen[4], entziehen sich jene theoretischen Spekulationen selbstverständlich einer mikroskopischen Prüfung.

---

[1] Vgl. die Übersicht oben im 5. Kapitel S. 77.

[2] Das Problem der Befruchtung 36—38.

[3] Von der Amphimixis im Weismannschen Sinne, welche sich auf die Qualitätenmischung zwischen Individuen derselben Art bezieht, ist die ebenfalls durch geschlechtliche Fortpflanzung erfolgende Kreuzung zwischen Individuen verschiedener Arten wohl zu unterscheiden. Auf die Bedeutung der letzteren für die Entwicklungstheorie werden wir im 9. Kapitel: „Konstanztheorie oder Deszendenztheorie?“ näher einzugehen haben.

[4] Vgl. Wilson, The cell[2] 301—302.

Wichtiger scheinen uns andere Schwierigkeiten zu sein, welche gegen die von Weismann der Amphimixis zugeschriebene Bedeutung sprechen. Vor allem ist auch hier zu berücksichtigen, daß bei unterschiedsloser Kreuzung zwischen Individuen derselben Art niemals eine bestimmt gerichtete neue Variation sich befestigen kann, da sie stets wieder ausgeglichen wird. Noch wichtiger dürfte die Erwägung sein, daß durch bloße Kombination von schon vorhandenen elterlichen Qualitäten niemals eine ganz neue Eigenschaft in den Nachkommen entstehen kann. Es ist daher schwer einzusehen, wie die Qualitätenmischung im stande sein soll, neue Gattungen, Familien, Klassen usw. zu erzeugen, bei denen es sich vielfach um das Auftreten neuer Organe oder Organsysteme handelt. Da nun aber die Naturauslese, welche nach Weismann das einzige dirigierende Element in der Stammesentwicklung bildet, nichts weiter tun kann, als aus dem durch die Amphimixis gebotenen Variationsmaterial ihre Auslese zu treffen und die besser existenzfähigen Individuen zu erhalten, so vermag uns auch Weismanns ganze Entwicklungstheorie nicht zu befriedigen: aus den äußerst einfachen Urorganismen konnte durch bloße Amphimixis und Selektion nie und nimmer das heutige System der Tier- und Pflanzenwelt hervorgehen.

Auch dieser Schwierigkeit hat Weismann in kluger Weise zu begegnen gesucht, indem er seit 1895 die Keimesauslese oder Germinalselektion als neuen Entwicklungsfaktor einführte. Er sieht die im Kernmaterial der Keimzellen enthaltenen Bestimmungsstücke (Determinanten) der erblichen Eigenschaften nicht mehr für unveränderlich an, sondern läßt sie „durch kleinste Ernährungsschwankungen im Innern des Keimplasmas hin und her oszillieren und leicht in bestimmt gerichtete Variationen getrieben werden, die schließlich zu bedeutenden Schwankungen im Bau der Art führen können, wenn sie durch Personalselektion begünstigt oder doch nicht als ungünstig von ihr beseitigt werden."[1] Hier scheint uns Weismann zuzugeben, daß man ohne innere Entwicklungsgesetze nie und nimmer eine bestimmt gerichtete und daher gesetzmäßig geordnete Entwicklung der organischen Welt verstehen könne. Wenn — wie Weismann in jenem Zitate es andeutet — eine zweckmäßige Wechselwirkung zwischen den materiellen Vererbungsträgern und den Einflüssen der Außenwelt besteht, so daß erstere durch letztere modifiziert und in bestimmte neue Entwicklungsbahnen gelenkt werden können, so ist damit unseres Erachtens auch zugegeben, daß die innere Konstitution jener materiellen Vererbungsträger ein teleologisches Element einschließt, dem sie die Fähigkeit verdanken, neuen Verhältnissen durch entsprechende Veränderungen

[1] Vgl. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie II 220.

ihrer Konstitution sich anzupassen und dadurch eine geordnete Stammesentwicklung der organischen Arten zu bewirken.

Jenes teleologische Element, das wir als innere Entwicklungsgesetze der Organismen bezeichnen, schwebt somit keineswegs in der Luft als ein „unfaßbares, mystisches Ding“, wie man häufig von gegnerischer Seite vorgibt. Es ist in der ursprünglichen chemisch-physikalischen und morphologischen Konstitution der ersten Vererbungsträger der Stammformen gegeben, wenigstens seiner materiellen Seite nach. Daß wir nicht überdies noch eines Formalprinzips zur Erklärung jener Entwicklungsgesetze bedürfen, soll keineswegs geleugnet werden. Diese Ansicht vertritt neuerdings auch der bekannte Botaniker J. Reinke, indem er die Chromosomen des Kerns als die mutmaßlichen Hauptträger spezifischer Bildungsdominanten hinstellt[1]. Hans Driesch[2], einer der besten und tiefsten Kenner der organischen Entwicklung, steht dieser Auffassung ebenfalls nicht ferne, indem er ein den Entelechien vergleichbares teleologisches Formalprinzip als unerläßliche Direktive für die organischen Entwicklungsprozesse fordert; wenn dies schon für die individuelle Entwicklung gilt, so müssen wir es mit noch größerer Notwendigkeit auch für die hypothetische Stammesentwicklung fordern.

Aus den in diesem Kapitel dargelegten Tatsachen geht hervor, daß wir mit großer Wahrscheinlichkeit die Chromosomen der Kerne der Keimzellen als die hauptsächlichen materiellen Träger der Vererbung ansehen dürfen. Hiermit haben wir aber zugleich auch eine naturwissenschaftliche Grundlage für die inneren Entwicklungsgesetze gewonnen, welche die notwendige Voraussetzung bilden für die Hypothese einer Stammesentwicklung der organischen Arten. Mit dieser Hypothese werden wir in einem späteren Kapitel: Gedanken zur Entwicklungslehre, uns näher zu befassen haben. Hier möge es genügen, darauf aufmerksam zu machen, daß die Forschungen der modernen Biologie auf diesem Gebiete die Weisheit und Macht des Schöpfers verherrlichen, indem sie uns zeigen, auf wie einfache und doch wundervoll gesetzmäßige Weise die Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen vermittelst kleinster materieller Teilchen des Keims bewirkt wird.

---

[1] Vgl. J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie 1901, 455; siehe auch ebendort 386—408 und besonders 396.

[2] Vgl. von dessen Schriften besonders die folgenden: Die organischen Regulationen; Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens, Leipzig 1901; Die Seele als elementarer Naturfaktor, Leipzig 1903; Kritisches und Polemisches (Biolog. Zentralblatt 1902, Nr 5 6 14 15; 1903 Nr 21 22 23.)

Siebtes Kapitel.

Zelle und Urzeugung.

1. Die Zelle als niederste Einheit des organischen Lebens 146. Es gibt keine organischen Wesen, die noch einfacher organisiert sind als die Zelle 147. Bathybius. Moneren 148. Die „Kernlosigkeit" der Bakterien 149. Die kernlosen roten Blutkörperchen 151. Freie Kernbildung 152. Die Zelle ist nicht aus „niedern Elementareinheiten" zusammengesetzt 152. Überſicht und Kritik jener hypothetischen Lebenseinheiten niederster Ordnung 154.

2. Die Urzeugung der Organismen 156. Was ist „Urzeugung?" 157. Unhaltbarkeit der chemisch-physikalischen Urzeugungstheorien 158. Unhaltbarkeit der biologischen Urzeugungstheorien 159. Zur Geschichte der Lehre von der Urzeugung 160. Schrittweise Widerlegung der Urzeugung durch die moderne Biologie 161. Die Urzeugungstheorie ist kein Postulat der Wissenschaft 164. Die Schöpfungstheorie ein wirkliches Postulat der Wissenschaft 165.

Daß die Zelle kein einfaches Wesen ist, sondern ein zusammengesetztes Gebilde von äußerst feinem und kunstreichem Bau, haben wir bereis in einem früheren Abschnitte (Kap. 3, S. 45 ff) auf Grund der neuesten Forschungsergebnisse dargelegt. Dann taten wir einen Blick in das Zellenleben (Kap. 4) und überzeugten uns dabei von der hohen und allseitigen Wichtigkeit, die dem Zellkern für die Funktionen des Zellenlebens, ganz besonders aber für die Zellteilung und die Vorgänge der Befruchtung zukommt (Kap. 5 u. 6). Jetzt verfügen wir über ein hinreichendes Tatsachenmaterial, um die schon lange gestellte Frage sicher beantworten zu können: Ist die Zelle die niederste Einheit des organischen Lebens oder ist sie ein bloßes Aggregat aus noch niedereren Elementareinheiten? Mit der Lösung dieser Frage wird es uns dann auch ermöglicht sein, über die Urzeugung oder generatio aequivoca ein wirklich wissenschaftliches Urteil uns zu bilden; denn die Versuche, die Einheit der Zelle zu leugnen, gingen fast alle von dem Bestreben aus, den ersten Ursprung des organischen Lebens auf Erden durch die Urzeugung „begreiflicher" zu machen.

1. Die Zelle als niederste Einheit des organischen Lebens.

Die Frage nach der Einheit der Zelle löst sich wiederum in zwei Fragen auf, die wir nacheinander beantworten werden. Erstens: Gibt

es in der Natur tatsächlich organische Wesen, die noch niedriger organisiert sind als die Zelle? Zweitens: Bilden die einzelnen morphologisch verschiedenen Elemente der Zelle untereinander eine biologisch untrennbare Einheit, oder lassen sie sich in untergeordnete biologische Einheiten trennen? Von der Antwort, welche uns die Tatsachen auf diese Frage geben, hängt es ab, ob wir die verschiedenen Theorien, welche die Zelle zu einem bloßen Aggregat von niedern Lebenseinheiten machen, für sachlich begründet oder aber für Phantasiegebilde zu halten haben.

Was sagt uns die neueste Forschung über die Existenz von Lebewesen, die noch niedriger organisiert sind als die Zelle? Sie hat uns diese Frage eigentlich schon in den letzten Abhandlungen klar genug beantwortet; sie hat uns gezeigt, daß der Zellkern gleichsam das Organisationsprinzip der lebenden Zelle ist, welches ihre wichtigsten Lebenstätigkeiten leitend bestimmt und namentlich die Kontinuität des organischen Lebens durch die Vererbung wahrt. Infolgedessen können wir schon a priori erwarten, daß es keine Organismen gebe, deren Protoplasmaleib keinen Kern umschließt, ebenso wie es keinen Zellkern geben wird, der nicht einen Protoplasmaleib informiert oder zu informieren bestimmt ist.

Daraus folgt jedoch keineswegs, daß der Zellkern bei allen Organismen in derselben Vollkommenheit entwickelt sein müsse. Im Gegenteil, die stufenweise Vollkommenheit der organischen Wesen kann sich auch auf die Zellorganisation erstrecken, und wir werden uns deshalb keineswegs darüber wundern, wenn wir unter den niedersten Lebewesen auch solche finden, bei denen die Substanz des Zellkerns nicht zu einem einheitlichen morphologischen Gebilde sich zusammenschließt, sondern in Form von kleinen Chromatinkörnern durch den Protoplasmaleib der Zelle verteilt ist. Dieser Fall scheint, wie wir gleich sehen werden, wenigstens bei vielen Bakterien vorzuliegen. Wir machten daher schon früher (Kap. 3, S. 40) darauf aufmerksam, daß der Zellkern zum Wesen der Zelle gehöre entweder in zentralisierter, vollkommener, oder in diffuser, unvollkommener Gestalt. Diese letztere Einschränkung kann um so weniger befremden, da wir ja in den beiden vorigen Kapiteln (5 u. 6) sahen, wie der zentralisierte Zellkern während der Vorgänge der indirekten Kernteilung zeitweilig aufhört als solcher zu existieren, indem die Kernmembran sich auflöst und das Chromatingerüst des Kerns in kleine Teile, die Chromosomen, zerfällt, um sich erst in den neugebildeten Kernen der Tochterzellen wieder zu reorganisieren. Die scharf abgegrenzte Gestalt des Zellkerns gehört somit nicht zum Wesen der Zelle, wohl aber das Vorhandensein der Kernsubstanz.

An Versuchen, das Dasein von wirklich kernlosen Urorganismen zu beweisen oder wenigstens zu behaupten, hat es allerdings

nicht gefehlt. Wir wollen dieselben hier der Reihe nach durchgehen und auf ihren Wert prüfen.

Eine kurze Zeit hindurch glaubte man sogar, die lange vergebens gesuchte, strukturlose organische Urmaterie, das von Ernst Haeckel vorherverkündete darwinistische Land der Verheißung, glücklich gefunden zu haben. Beim Legen des nordatlantischen Kabels im Jahre 1857 wurde diese Entdeckung gemacht. Huxley beschrieb jenen „Urschleim" später als kleine organische Klümpchen ohne Kern und ohne Struktur, die aus dem Grunde des Weltmeeres stammen sollten und von ihm nach dem berühmten „Propheten des Darwinismus" *Bathybius Haeckelii* getauft wurden. Aber der Taufpate selbst mußte diesen hoffnungsvollen Sprößling der Entwicklungslehre später für einen Wechselbalg erklären, der ihm durch einen Koboldstreich des Schicksals untergeschoben worden sei. Er mußte seine Entdeckung wiederum „einziehen", indem er gestand, daß mit dem *Bathybius* ein Irrtum vorgelegen habe; derselbe sei nichts weiter als ein — Niederschlag gewesen, der sich zufällig in einem mit Alkohol gefüllten Reagenzglase gebildet hatte. Später glaubte der Nordpolfahrer Bessels jenen Urschleim, den er *Protobathybius* nannte, wiedergefunden zu haben. Aber trotz der amöboiden Bewegungen, die er an ihm bemerkt haben will, ist der *Protobathybius* noch nicht in das Reich der Lebendigen übergetreten; er bleibt im besten Falle ein Niederschlag von organischer Substanz, der sich von den niedergesunkenen Resten der Plankton-Organismen auf dem Meeresgrunde gebildet hat.

Noch blieben Haeckels selbsteigene Schöpfungen, die angeblich kernlosen Moneren, als einfachste Urorganismen übrig. In der Klasse der Moneren, als der untersten Abteilung der Protozoen, hatte Haeckel sämtliche Urtiere vereinigt, die keinen Zellkern besitzen sollten. Die Zahl dieser Getreuen schien anfangs Legion zu sein und zu den größten entwicklungstheoretischen Hoffnungen zu berechtigen. Mit dem Fortschritte der mikroskopischen Instrumente und Untersuchungstechnik schmolz jedoch ihre Zahl wie die Schneeflocken vor der Frühlingssonne. Die apochromatischen Objektive und die neueren Färbungsmethoden entdeckten die bisher verborgenen Kerne auch bei fast allen Protozoen; ihre Besitzer traten hiermit aus der Klasse der Moneren aus, in der es immer öder wurde. Der Tag ist daher nicht mehr ferne, an dem die letzte Monere das Schicksal des letzten Mohikaners teilen wird. Vernehmen wir hierüber Richard Hertwig, einen hervorragenden Zoologen und Lieblingsschüler Haeckels. Derselbe spricht sich in der sechsten Auflage seines „Lehrbuches der Zoologie" (1903, 161) folgendermaßen über diesen Gegenstand aus:

„Das wichtigste Merkmal der Moneren ist der Mangel der Kerne. Wie jede negative Charakteristik, so hat auch die vorliegende etwas Mißliches. In vielen Fällen sind Kerne sehr schwierig nachzuweisen, besonders

wenn das Protoplasma reichlich und von Farbstoffkörnchen getrübt ist; und so können Tiere als kernlos beschrieben werden, nur weil die vorhandenen Kerne übersehen worden waren. Früher war daher die Zahl der ‚Moneren' eine sehr große; sie schrumpfte zusammen, als die Technik im Nachweis der Kerne sich vervollkommnete. Somit ist es nicht nur denkbar, sondern sogar wahrscheinlich, daß bei den wenigen, jetzt noch als Moneren geltenden Formen die Kerne nur übersehen worden waren."

Die kernlosen einzelligen Tiere besitzen somit keine wissenschaftliche Existenzberechtigung mehr; man kann sich auf sie nicht mehr berufen zum Beweise, daß es Lebewesen von noch niedrigerer Organisationsstufe gebe, als die Zellen sind. Aber vielleicht finden wir unter den tiefsten Proletariern der Pflanzenwelt die gesuchten kernlosen Existenzen?

Bei den Bakterien (Spaltpilzen), den Bazillariaceen (Spaltalgen) und den mit ihnen verwandten Oszillariaceen besteht noch eine große Meinungsverschiedenheit der Forscher über das Vorhandensein eines „echten" Zellkerns[1]. Bütschli glaubte in den Bakterien einen sehr großen, aber von der Cytoplasmaschicht nur undeutlich geschiedenen Kern gefunden zu haben, was von Fischer wiederum bestritten wurde. Arthur Meyer[2] trat dafür ein, daß in den Zellen einiger Bakterien mehrere kleine Zellkerne nachweisbar seien. Fritz Schaudinn entdeckte neuerdings, daß bei *Bacillus Bütschlii,* einem großen, im Darm der Küchenschabe *(Periplaneta orientalis)* parasitisch lebenden Spaltpilz während der Sporenbildung vorübergehend ein echter, einheitlicher Zellkern sichtbar wird, während sonst die Kernsubstanz nur „dissoziiert" in der Zelle vorhanden ist. R. Hertwig kam auf Grund seiner Untersuchungen an Bakterien und Oszillatorien ebenfalls zu der Ansicht, daß diese Organismen als Zellen ohne scharf differenzierten Zellkern aufzufassen seien, dessen Kernsubstanz im Protoplasma meist diffus verteilt ist. Die den Chromosomen und deren Bestandteilen (Chromomeren) in den echten Zellkernen entsprechenden kleinen Chromatinstücke der Bakterien bezeichnet er als „Chromidien". J. Reinke wagt nicht, ein allgemeines Urteil über die Kernlosigkeit der Spaltalgen und Spaltpilze abzugeben, ist aber der Meinung, daß beispielsweise die Zelle von

[1] Zur Literatur hierüber vergleiche: Strasburger, Noll, Schenk und Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen[6], 1904; Bütschli, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Leipzig 1896; Fischer, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Jena 1897; G. Schlater, Zur Biologie der Bakterien: Was sind Bakterien? (Biolog. Zentralblatt 1897, 833 ff); J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1901, Kap. 25, 256 ff; R. Hertwig, Die Protozoen und die Zellentheorie (Archiv f. Protistenkunde I [1902] 1—40); Fr. Schaudinn, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen (Archiv f. Protistenkunde I [1902] 306 ff; II [1903] 421 ff).

[2] Flora (1899) 428 ff.

Beggiatoa, eines kleinen fadenförmigen Spaltpilzes, insofern „kernlos" sei, als sie „keinen gestalteten Kern im Sinne der höheren Pflanzen und Tiere besitzt". In der neuesten Auflage des „Lehrbuches der Botanik für Hochschulen" (1904) äußert sich Strasburger (S. 46—47) folgendermaßen: „Die beiden wesentlichsten Bestandteile des Protoplasmas (d. h. der lebenden Zelle) sind der Kern und das Cytoplasma, und auf ihrer Wechselwirkung beruhen die Lebensfunktionen der Zelle. Doch ist für die niedersten Gewächse, Spaltalgen (Cyanophyceen) und Bakterien, das Vorhandensein von Zellkernen unsicher." Schenk sagt S. 270 desselben Buches über die Bakterien: „In den Protoplasten sind zwar körnige Gebilde in Ein- oder Mehrzahl, sog. Chromatinkörner, die sich durch Farbstoffe intensiv färben lassen und von verschiedenen Autoren als Zellkerne gedeutet werden, beobachtet; indessen ist es bis jetzt nicht gelungen, unzweifelhafte Kernteilung (Karyokinese) an ihnen nachzuweisen, so daß das Vorhandensein von Kernen noch nicht sichergestellt ist." Und S. 274 bemerkt Schenk bezüglich der Cyanophyceen: „Innerhalb der gefärbten Zone (des Protoplasten) liegt der farblose Zentralkörper, der vielleicht einem Zellkern entspricht. Indessen sind die für typische Kerne charakteristischen Strukturen und Teilungsfiguren, mit Sicherheit wenigstens nicht nachgewiesen." Dagegen gibt F. G. Kohl in einer kürzlich erschienenen Arbeit[1] mit aller Bestimmtheit an, daß der Zentralkörper der Cyanophyceen ein echter Zellkern ist, was er namentlich aus den mitotischen Teilungsvorgängen desselben nachweist. Die Spaltalgen können daher nicht mehr als „kernlos" gelten.

Wenn wir auch die Frage über die „Kernlosigkeit" der Bakterien und anderer winzigen Vertreter der niedersten Pflanzenwelt noch als großenteils unentschieden betrachten müssen, so können wir doch wenigstens so viel aus jenen Untersuchungen folgern, daß wenigstens die Kernsubstanz, obgleich vielfach in kleine Chromatinkörner (Chromidien) verteilt, ihnen nicht fehlt. Als kernlos schlechthin können daher auch sie nicht gelten, obwohl sie einen gewissen Übergang zu denjenigen Zellen darstellen, die einen vollkommen entwickelten Zellkern besitzen.

Es bleibt also zu Gunsten der Existenz wirklich kernloser Organismen nichts Tatsächliches übrig, sondern nur „mancherlei theoretische Erwägungen" von rein spekulativem Charakter, wie R. Hertwig sich ausdrückt: „Es ist leichter sich vorzustellen, daß bei der Urzeugung zunächst Organismen entstanden, die nur von einerlei Substanz gebildet waren, als Organismen, bei denen sich Kern und Protoplasma schon gesondert hatten."[2]

[1] Über die Organisation und die Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kerns (mit 10 Tafeln), Jena 1903.

[2] Lehrbuch der Zoologie[6] 161.

Unter den selbständigen einzelligen Organismen lassen sich also keine Wesen nachweisen, die einen Zelleib ohne Zellkern oder einen Zellkern ohne Zelleib besäßen. Sollten diese für die Urzeugungstheoretiker so ersehnten Formen unter dem Haeckelschen Namen „Cytoden" etwa innerhalb des Zellverbandes vielzelliger Tiere oder Pflanzen sich entdecken lassen? Wenn sich dort solche fänden, so würde dies nichts zu Gunsten der Urzeugung beweisen; denn ehemals lebendige Zellen können durch Degeneration ihren Kern verlieren, und anderseits können Zellen, die erst in der Bildung begriffen sind, zuerst den Kern zeigen, bevor die zugehörige Protoplasmaschicht sich abgrenzt[1]. In diesen Fällen würde es sich aber um Produkte lebender, kernhaltiger Zellen handeln, nicht um eine spontane Entstehung kernloser Zellkörper oder körperloser Zellkerne aus einer noch nicht organisierten Urmaterie. Sehen wir uns nun die einschlägigen Tatsachen etwas genauer an.

Die jungen roten Blutkörperchen der Wirbeltiere haben einen Kern, der sich durch direkte Teilung vermehrt und dadurch zur Vermehrung der roten Blutkörperchen führt, wie wir bereits früher[2] geschildert haben. Die alt gewordenen roten Blutkörperchen verlieren jedoch ihren Kern und werden kernlos; sie sind dann aber keine lebenden Zellen mehr, sondern nur noch Reste von ehemals lebenden Zellen, die als Träger des an ihr Hämoglobin lose gebundenen Sauerstoffs noch eine Zeitlang ihre Verwendung im Organismus finden, bis sie schließlich abgedankt werden, indem die weißen Blutkörperchen kommen und sie auffressen. Diese von den meisten Autoren angenommene Existenz kernloser roter Blutkörperchen[3] beweist sonach gar nichts dafür, daß es lebende Zellen ohne Kern geben könne, und daß daher der Kern für das Zellenleben entbehrlich sei.

Ebensowenig wie es lebende Zellen ohne Zellkern gibt, führen lebende Zellkerne ohne Protoplasmaleib eine dauernde Existenz. Zwar gibt es Zellen, in denen der Kern an Masse den Zelleib bedeutend überwiegt; hierher gehören namentlich die Spermatozoen, deren oft riesiger Kopf den Kern der Samenzelle darstellt, während der verschwindend dünne Schwanzfaden und wahrscheinlich auch das Mittelstück, das letzteren mit dem Kopfe verbindet, aus dem Zellprotoplasma gebildet ist; aber sobald das Spermatozoon beim Befruchtungsprozesse den Schwanzfaden verloren hat, ist es mit seiner Zellenexistenz vorbei; sein Kern geht zu Grunde, wenn er sich

[1] Solche Bilder zeigten sich uns z. B. auf den Schnittserien von *Lomechusa*-Larven bei der Bildung neuer Önocyten in der Hypodermalregion.

[2] Vgl. Kapitel 4, S. 64.

[3] Wir sagen „von den meisten Autoren"; denn manche Forscher wollen auch in den alten roten Blutkörperchen noch Kerne bemerkt haben (vgl. M. Duval, Précis d'Histologie [2] 30 614 ff).

nicht mit einem weiblichen Vorkerne zum Furchungskerne der befruchteten Eizelle verbinden kann[1].

Wir kommen nun zum umgekehrten Falle, zur Bildung neuer Zellkerne, die anscheinend noch keinen Zelleib besitzen. In der Geschichte der Genesis der Zellen spielen diese Erscheinungen eine große Rolle, wie wir später noch sehen werden. Es ist die sog. „freie Kernbildung", die zu „freier Zellbildung" führen soll. Frei werden diese Bildungen nur deshalb genannt, weil dabei die neuen Kerne nicht durch Teilung aus einem alten Kerne und die neuen Zellen nicht durch Teilung aus einer alten Zelle entstehen; beide sollen vielmehr aus einer indifferenten, „Blastem" genannten Protoplasmamasse hervorgehen, die ein Produkt der Mutterzellen in demselben Organismus ist. Eine derartige Bildungsweise neuer Zellkerne, die dann zu Zentren neuer Zellen würden, hätte, wenn sie wirklich existierte, offenbar nichts mit der „Urzeugung" zu schaffen. Aber sie existiert zudem gar nicht. Die Theorie der freien Kernbildung lag, wie wir unten sehen werden, schon am Ende des 19. Jahrhunderts in den letzten Zügen; im 20. darf daher kein ernsthafter Forscher sich mehr auf sie berufen zu Gunsten irgend einer Lieblingstheorie.

Fassen wir nun das Ergebnis dieser Untersuchungen kurz zusammen. Es lautet: Es gibt tatsächlich keine lebenden Wesen, die einfacher organisiert wären als die Zelle. Wir stehen jetzt unmittelbar vor der Entscheidung der Frage: Ist die Zelle die niederste Einheit des organischen Lebens oder setzt sie sich abermals aus niedereren Elementareinheiten zusammen?

Als niederste Lebenseinheit darf man nach den Gesetzen der Logik nur jenen Teil eines morphologisch zusammengesetzten lebenden Wesens bezeichnen, der, wenigstens unter bestimmten Bedingungen, tatsächlich auch zu einem selbständigen Lebensdasein fähig ist. Sonst ist es eben keine biologische Elementareinheit mehr, sondern bloß ein Teil einer biologischen Elementareinheit. Nun haben wir aber soeben gezeigt, daß kein organisches Wesen tatsächlich niedriger organisiert ist als die Zelle: also ist die Zelle tatsächlich die niederste Elementareinheit des organischen Lebens.

Ferner haben wir in den vorigen Abhandlungen gesehen, daß innerhalb der Zelle der Zellkern und das Protoplasma des Zelleibes ebenso wie die morphologisch noch weiter unterscheidbaren Elemente dieser beiden Hauptteile der Zelle keineswegs voneinander unabhängig, sondern vielmehr innig miteinander verbunden sind zu einer einzigen, lebensfähigen Zelle, der sie teils als wesentliche teils als integrierende

[1] Vgl. Kap. 6 S. 97 ff.

Teile angehören. Der Kern ist gewissermaßen das materielle Organisationsprinzip der Zelle, die leitende Zentralstation für ihre Lebenstätigkeiten; aber auch das Zellprotoplasma ist für das Zellenleben unentbehrlich. Die Chromosomen des Zellkerns spielen zwar bei den Vorgängen der Zellteilung, der Befruchtung und der Vererbung eine ganz hervorragende Rolle; ohne ein entsprechendes Stück Zellprotoplasma kann jedoch kein Chromosom existieren und zum Kerne werden. Was folgt hieraus? Die Chromosomen sind nicht niedere biologische Elementareinheiten innerhalb der Zelle, sondern sie sind bloß wesentliche morphologische und physiologische Bestandteile der Zelle. Was für die Chromosomen gilt, das gilt auch für die Centrosomen und für alle übrigen minder bedeutsamen morphologischen Elemente der Zelle. Keines von ihnen kann außerhalb der Zelle ein selbständiges Dasein führen: also sind sie sämtlich nur Teile der Zelle, nicht „niedere Elementareinheiten", aus denen die Zelle als „Individuum zweiter Ordnung" sich zusammensetzt.

Die Zelle stellt somit eine in biologischer Beziehung nicht weiter teilbare Einheit dar, obwohl sie morphologisch aus mannigfach verschiedenen Teilen zusammengesetzt ist, deren verschiedene Funktionen zur biologischen Einheit des Lebensprozesses harmonisch zusammenwirken. Gerade so wie das Leben eines vielzelligen Tieres oder einer vielzelligen Pflanze eine individuelle biologische Einheit bildet, zu welcher die einzelnen Organe, Gewebe und Zellen des Körpers mit ihren eigentümlichen Funktionen als gesetzmäßig zusammenwirkende Teile sich verbinden — wofür die Entdeckung der protoplasmatischen Brücken zwischen den einzelnen Zellen innerhalb des pflanzlichen wie des tierischen Körpers auch eine histologische Erklärung gegeben hat[1] —, so ist auch das Leben eines einzelligen Organismus eine individuelle biologische Einheit, trotz der Zusammensetzung der Zelle aus verschiedenen Teilen mit verschiedenen Funktionen. Gerade so wie man aber den Begriff des organischen Individuums in neuerer Zeit irrtümlich von den einzelligen Organismen auf jede einzelne Zelle eines vielzelligen Organismus übertrug und dadurch jede Zelle des tierischen oder pflanzlichen Körpers zum „Individuum" erhob — obwohl sie hier gar kein Individuum, d. h. kein biologisch selbständiges Wesen, ist, sondern nur ein Teil eines Individuums —, ebenso hat man auch in der niedersten histologischen Einheit, welche durch die Zelle dargestellt wird, das Ganze

[1] Vgl. hierüber Wilson, The cell[2] (1902) 59—60. Vortreffliche Ausführungen über die biologische Einheit des ganzen Wachstums- und Entwicklungsprozesses im Organismus bietet derselbe Verfasser S. 58—59 u. 393 ff. Die Zellen sind nach ihm nur „lokale Mittelpunkte einer Bildungskraft, welche die wachsende Zellenmasse als Ganzes durchdringt" (S. 59).

mit den Teilen verwechselt, indem man aus der Zusammensetzung der Zelle beweisen wollte, daß es noch organische Einheiten niedererer Ordnung geben müsse als die Zelle. Diese Beweisführung ist vollständig verfehlt; denn — wir betonen es nochmals — als niederste Einheiten des organischen Lebens dürfen wir nur jene Teile von Organismen betrachten, welche wenigstens unter bestimmten Bedingungen — wie sie bei den einzelligen Tieren und Pflanzen tatsächlich sich finden — einer selbständigen Existenz fähig sind. Die Teile dieser letzten Einheiten selber wiederum als „untergeordnete Einheiten" auszugeben, ist ein offenkundiger Trugschluß; denn es sind ja keine Einheiten mehr, sondern bloß Teile von Einheiten. Aber eben auf diesem Trugschluß beruhen sämtliche von Altmann, Schlater und andern neueren Theoretikern gegen die biologische Einheit der Zelle vorgebrachten „Beweise". Das hat auch Flemming gegenüber Altmann bereits hervorgehoben, indem er treffend bemerkt[1], zum Beweise, daß die Altmannschen Granula wirkliche organische Elementareinheiten (Bioblasten) seien, fehle nur noch die Hauptsache, daß nämlich eines jener berühmten Granula auch außerhalb der Zelle im stande sei, seine „elementaren Lebensfunktionen" auszuüben.

Wenn man überhaupt von „niedersten Elementareinheiten" der lebenden Substanz auf sachlicher Grundlage reden will, so könnte dies nur in Form der „Energiden" von Sachs geschehen. Unter Energiden versteht man ein Stückchen Kernsubstanz mit einer bestimmten Menge Protoplasma, das dem Einflusse jenes Kerns unterworfen ist. Auf diese Weise wäre die Schwierigkeit gelöst, welche einer einheitlichen Auffassung der einkernigen und der vielkernigen Zellen entgegenzustehen scheint. Eine vielkernige Zelle wäre dann zusammengesetzt aus einer Anzahl Energiden, die sich nicht so vollständig von ihren Nachbarn abgrenzen, daß man sie typische Zellen nennen könnte. Eine einkernige Zelle dagegen wäre eine einzige, vollkommen ausgebildete Energide. Dies ändert jedoch, wie man sieht, an unserer Auffassung von der wesentlichen Einheit der Zelle nichts.

Wir kommen also nochmals zum Schlusse: Die Zelle stellt tatsächlich die niederste Einheit des organischen Lebens dar. Also sind alle die vorgeblichen „niedereren Elementareinheiten" der Deszendenztheoretiker nichts als bloße Fiktionen. Ob die betreffenden Gebilde unter dem Mikroskop als bestimmte morphologische Elemente der Zelle noch sichtbar sind, oder ob sie bloß als Gedankendinge im Gehirn des philosophierenden Forschers existieren, bleibt sich hierfür völlig gleich; denn wenigstens ihre Deutung als „Elementareinheiten" ist in beiden Fällen gleich imaginär.

[1] Vgl. W. Flemming, Über Zellstrukturen (Naturwissenschaftliche Rundschau XIV [1899], Nr 35, 444).

Es würde uns viel zu weit führen, wollten wir unsern Lesern einen auch nur einigermaßen vollständigen Überblick bieten über die große Menge und Mannigfaltigkeit der Theorien, durch welche jene hypothetischen Elementareinheiten in die Welt gesetzt wurden. Ebenso mannigfaltig sind auch die Namen, welche diese angeblichen biologischen Ureinheiten von ihren Entdeckern erhalten haben. Herbert Spencer eröffnete 1864 den Reigen mit seinen „physiologischen Einheiten", Charles Darwin nannte sie „Gemmulen", Erlsberg und Ernst Haeckel „Plastidulen", Nägeli „Micellen", Hugo de Vries „Pangene", Verworn „Biogene", Weismann „Biophoren", aus deren Verbindung dann als nächsthöhere Einheiten die „Determinanten", aus diesen wiederum die „Iden" und aus den Iden die „Idanten" sich zusammensetzen[1]. W. Roux nannte seine Elementareinheiten „Metastrukturteilchen", Wiesner „Plasome", W. Haacke „Gemmen", die er sich in Form rhombischer Kristalle vorstellt und zu magnetischen Säulenreihen, den „Gemmarien", sich aneinanderlegen läßt[2]. Oskar Hertwig nennt seine Lebenseinheiten „Idioblasten", Altmann endlich „Granula", „Bioblasten" oder „Autoblasten"; Granula heißen sie, insoweit sie als feine Körnchen unter dem Mikroskop sichtbar sind; Bioblasten, insofern sie die hypothetischen Elementareinheiten des Zellenlebens darstellen; Autoblasten, insofern sie einer freien Existenz außerhalb der Zelle fähig sein sollen. Nur schade, daß es weder Altmann noch einem seiner Anhänger, unter denen Gustav Schlater durch besondern Eifer sich auszeichnet[3], gelingen will, die Existenz der Granula als Bioblasten und als Autoblasten zu beweisen.

Wir leugnen keineswegs, daß manche der obenerwähnten Theorien auch viele richtige und für die Philosophie des Lebens fruchtbare Gedanken enthalten. Richard Hertwig[4] macht darauf aufmerksam, daß das Chromatin des Zellkerns nach den neuesten Forschungen wirklich die von Nägeli 1884 für sein „Idioplasma" als Vererbungssubstanz theoretisch geforderten Eigenschaften besitze. Die fragliche Vererbungssubstanz muß nämlich erstens nicht nur zur Zeit der Befruchtung organisiert sein, sondern ihre Organisation schon vorher besessen und sie jederzeit bewahrt haben; sie muß zweitens in gleichen Quantitäten in der Ei- und der Samenzelle vorhanden sein;

---

[1] Vgl. hierüber im 6. Kap. S. 89 u. 143.

[2] Zur Kritik der phantastischen „Schöpfungslehre" Haackes siehe unsere Schrift: Zur neueren Geschichte der Entwicklungslehre in Deutschland. Eine Antwort auf W. Haackes „Schöpfung des Menschen", Münster 1896 (Natur und Offenbarung XLII).

[3] Vgl. dessen Abhandlungen: „Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre" (Biologisches Zentralblatt XIX [1899], Nr 20—24); Monoblasta — Polyblasta — Polycellularia (ebd. XX [1900], Nr 15).

[4] Über Befruchtung und Konjugation (Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1892, 101).

sie muß endlich drittens allen in lebendiger Umbildung begriffenen Zellen zukommen und die Lebensvorgänge derselben beeinflussen. Diese Eigenschaften besitzen die Chromosomen des Zellkerns in der Tat, wie auch aus unserer Schilderung der Vorgänge der Zellteilung und Befruchtung[1] unzweideutig hervorgeht. Daß das Chromatin des Zellkerns ein wirkliches Idioplasma, eine wirkliche Vererbungssubstanz ist, müssen wir daher als sehr wahrscheinlich anerkennen. Dagegen ist und bleibt es trotzdem verfehlt, die einzelnen Teile des Chromatins mit Nägeli als „Micellen" zu elementaren Lebenseinheiten zu stempeln; denn die Chromosomen können ihrer Natur nach nur Teile des Zellkerns einer lebenden Zelle sein, an welche die Vererbungssubstanz notwendig gebunden ist; ein lebendes Chromosom ohne ein entsprechendes Stück lebenden Protoplasmas ist eine reine Unmöglichkeit.

Ferner gestehen wir gerne zu, daß manche jener Vererbungstheorien eine erstaunliche Fülle von Scharfsinn und Geistesarbeit aufweisen. Dies gilt besonders von Weismanns Keimplasmatheorie, namentlich in der 1892 ihr gegebenen Form der Determinantentheorie[2], welche die Natur des Keimplasmas und sämtlicher Vererbungserscheinungen durch bestimmte Strukturen und bestimmte Verteilung der kleinsten materiellen Teile des Keimplasmas zu erklären sucht. Aber als allgemeine Theorie erweist auch sie sich als unhaltbar[3].

2. Die „Urzeugung" der Organismen.

Die Frage nach den niedersten tatsächlichen Einheiten des organischen Lebens hängt innig zusammen mit der Frage, ob eine Urzeugung möglich sei.

Selbstverständlich — so versichert man uns von monistischer Seite — ist die Urzeugung möglich; denn sie muß stattgefunden haben, weil das organische Leben auf unserer Erde tatsächlich existiert und doch früher einmal nicht existiert hat, als die Erde noch in glutflüssigem Zustande sich befand. Also muß es einmal einen Zeitpunkt gegeben haben, wo unter besonders günstigen physikalisch-chemischen Bedingungen das erste Primordialplasma oder die ersten Primordialplasmen aus anorganischen Kohlenstoffverbindungen hervorgegangen sind. Die Annahme einer Urzeugung ist daher ein unerläßliches Postulat der Wissenschaft.

„Die lebendige Substanz", so führt der Physiologe M. Verworn[4] seinen Beweis für die Urzeugung, „ist lediglich ein Teil der Erdmaterie.

---

[1] Vgl. im 6. Kapitel, besonders S. 102 u. 137 ff.

[2] Die neueste Darstellung derselben s. in Weismanns Vorträgen über Deszendenztheorie, Jena 1902.

[3] Zur Kritik derselben vgl. besonders Yves Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité 196 ff 512 ff 667 ff. Ferner oben im 6. Kapitel, S. 142 ff.

[4] Allgemeine Physiologie[3] (1901) 333 ff.

Die Kombination dieser Erdmaterie zu lebendiger Substanz war ebenso das notwendige Produkt der Erdentwicklung, wie etwa die Entwicklung des Wassers: eine unausbleibliche Folge der fortschreitenden Abkühlung jener Massen, welche die Erdrinde bildeten, und ebenso sind die chemischen, physikalischen, morphologischen Eigenschaften der lebendigen Substanz von heute die notwendige Folge der Einwirkung unserer jetzigen äußeren Lebensbedingungen auf die inneren Verhältnisse der früheren lebendigen Substanz. Innere und äußere Lebensbedingungen stehen in einer untrennbaren Wechselwirkung, und der Ausdruck dieser Wechselwirkung ist das Leben." — Also ist die Annahme einer „Urzeugung" wissenschaftlich unabweisbar!

Was sollen wir auf diese im Namen der „Wissenschaft" an uns gestellte Forderung erwidern? Daß die ersten Organismen aus dem anorganischen Stoffe entstanden seien, geben wir gerne zu; denn sonst wären sie ja „aus nichts geschaffen", was wir keineswegs anzunehmen geneigt sind. Zum Wesen der Urzeugung gehört jedoch, daß die anorganische Materie von selber und aus eigener Kraft die ersten Organismen erzeugt habe. Letztere Annahme kann aber kein „Postulat der Wissenschaft" sein, weil sie, wie wir zeigen werden, mit den Tatsachen in offenkundigem Widerspruche steht. Würde man dagegen sagen, die ersten lebenden Wesen seien aus dem noch nicht organisierten Stoffe[1] hervorgebracht worden durch eine vom Schöpfer der Urmaterie in dieselbe gelegte Bildungskraft[2], die sich nur unter bestimmten chemisch-physikalischen Bedingungen betätigen konnte, obwohl sie über die Gesetze der anorganischen Materie hinausging — so ließe sich gegen eine derartige Auffassung der Urzeugung nicht mehr einwenden, daß sie unmöglich sei und mit dem Wesen des unbelebten Stoffes im Widerspruche sich befinde; man könnte höchstens sagen: sie geht über unser

[1] Der wesentliche Gegensatz besteht nämlich zwischen organisiertem und nicht organisiertem Stoffe, nicht zwischen organischem und anorganischem Stoffe; denn viele organische Substanzen, d. h. solche, die unter natürlichen Verhältnissen nur in lebenden Organismen gebildet werden, lassen sich auch künstlich im Laboratorium des Chemikers herstellen.

[2] Daß die Urmaterie, wie Hamann (Darwinismus und Entwicklungslehre [1892] 58) mit Fechner annimmt, ursprünglich in einem „kosmo-organischen" Zustande sich befunden habe, auf den weder die Gesetze der anorganischen noch der organischen Natur anwendbar wären, scheint mir eine schwerlich haltbare Vorstellung; denn die chemisch-physikalischen Gesetze der Atome und Molekeln der Urmaterie können kaum andere gewesen sein als die Gesetze der heutigen anorganischen Materie, ebenso wie die mechanischen Gesetze der Bewegung der Atome, Molekeln und Massen damals keine andern gewesen sein können als heute. Daraus folgt, daß die Urmaterie an sich schlechthin nach den Gesetzen der heutigen anorganischen Welt beurteilt werden muß; die Fähigkeit zur spontanen Hervorbringung von Organismen kann daher nicht zu ihrem Wesen gehört haben.

Vorstellungsvermögen hinaus, weil die Erscheinungen der Gegenwart keine solchen Vorgänge mehr bieten. Sie wäre übrigens kaum unbegreiflicher, als das Wesen des Lebens auch heute noch für uns unbegreiflich, d. h. aus den chemisch-physikalischen Gesetzen unerklärbar ist.

Aber man möge ja nicht vergessen, daß eine solche Urzeugung wesentlich verschieden wäre von jener Urzeugung, welche ein Postulat des materialistischen Monismus ist. Letztere verlangt, daß die anorganische Materie aus sich selber die ersten Organismen hervorgebracht habe, und setzt sich dadurch in schroffen Widerspruch mit den biologischen Tatsachen[1]. Diese Urzeugung ist es, deren „Wissenschaftlichkeit" wir hier etwas näher prüfen wollen.

Wir dürfen hierbei von jenen ebenso kühnen wie haltlosen Theorien völlig absehen, die sich gleich Ernst Haeckels „Kohlenstofftheorie" direkt mit der Erklärung der Urzeugung beschäftigen. Man kann nur staunen über die kritiklose Naivität, mit der diese Einfälle für Resultate der Wissenschaft ausgegeben wurden. So behauptete z. B. Schaaffhausen (1892) allen Ernstes, daß das Wasser, die Luft und verschiedene Mineralsubstanzen sich unter dem Einflusse des Lichtes und der Wärme direkt verbunden und einen farblosen *Protococcus* erzeugt hätten, der dann zum *Protococcus viridis* geworden sei! Yves Delage[2] bemerkt hierzu nicht ohne Ironie: „Wenn die Sache so einfach ist, warum produziert der Herr Autor denn nicht einige dieser *Protococcus* in seinem Laboratorium? Man würde ihm gerne das Chlorophyll schenken." Ebenso naiv ist die Haeckelsche Erfindung eines organischen Urbreis, den er mit dem klassischen Namen Autoplasson oder Selbstbildungsstoff beglückte. Wie es dem armen *Bathybius Haeckelii* erging, welcher der erste wirkliche Repräsentant jenes Urbreis sein sollte, haben wir bereits oben gesehen. Dem Autoplasson Haeckels völlig gleichwertig ist der von dem Italiener Maggi bereits 1874 aufgetischte plastische Lebensurstoff, den er Glia nannte und für den Ausgangspunkt der Entwicklung der organischen Welt erklärte. Als materialistische Suppenwürze mag die Glia Maggis vielleicht gut sein; einen wissenschaftlichen Geschmack vermag ihr jedoch niemand abzugewinnen.

So unzarte Versuche zur Lösung der feinsten Probleme werden von keinem denkenden Naturforscher ernst genommen. Ihre Absurdität liegt

---

[1] Über die zwischen den lebenden Wesen und dem unbelebten Stoffe obwaltenden Verschiedenheiten s. auch L. Dressel, Der belebte und der unbelebte Stoff, Freiburg i. B. 1883. Auf die übrigen Gründe für die philosophische Unhaltbarkeit der Urzeugung kann hier nicht eingegangen werden. Sehr richtig bemerkt Stölzle (A. v. Köllikers Stellung zur Deszendenzlehre [1901] 14), daß die Urzeugung als Erklärungsprinzip schon deswegen nichts tauge, weil sie ein Unbekanntes nicht durch ein Bekanntes, sondern durch ein neues Unbekanntes zu erklären suche.

[2] La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité 402.

auf der Hand. Allein schon die chemische Zusammensetzung der Nukleinsäure[1], welche hauptsächlich im Chromatin (Nuklein) des Zellkerns vorhanden ist und daher in nächster Beziehung zum Problem der Vererbung steht, spottet aller Anstrengungen, welche die Kohlenstofftheoretiker zur Erklärung ihrer chemischen Formel $C^{26}H^{49}A_z^{9}P_h^{3}O^{22}$ gemacht haben und machen werden. Daß alle Bemühungen, den ersten Ursprung des Lebens aus der anorganischen Materie *direkt* zu erklären, hoffnungslos seien, wird daher auch von den meisten Naturforschern ehrlich anerkannt. Wenn solche Theorien, wie Haeckels Kohlenstofftheorie, dennoch aufgestellt werden, so sind sie eben nicht für *wissenschaftliche*, sondern für sog. *weitere* Kreise berechnet. Sie dienen — offen und ehrlich gesagt — dem *Bauernfang* zu Gunsten einer „realistisch-monistischen" oder richtiger einer atheistischen Weltauffassung.

Mit der Widerlegung solcher Urzeugungsphantasien wollen wir daher hier nicht unsere Zeit verlieren. Wir wenden vielmehr unsere Aufmerksamkeit den von wissenschaftlicher Seite gemachten Versuchen zu, das Problem der Urzeugung wenigstens „etwas begreiflicher" oder „etwas annehmbarer" zu gestalten. Hierher gehören jene Theorien, welche möglichst einfache *Elementareinheiten* des Lebens ausgedacht haben, mittels deren sie die Kluft zwischen den Atomen und Molekeln der anorganischen Welt und den einfachsten Lebewesen entweder „überbrücken" oder doch wenigstens so weit verengern möchten, daß „ein kühner Geistessprung" ihnen über dieselbe hinweghelfen kann. Von der anorganischen Materie, ja selbst von jeder künstlich hergestellten organischen Verbindung bis zur lebenden Zelle ist eben noch ein ungeheuer weiter Sprung, der auch dem kühnsten Ritter der Entwicklungslehre halsbrecherisch erscheinen muß. Da gibt es nur *ein* Mittel, um glücklich hinüber zu kommen. Man macht diesen Sprung nicht *auf einmal*, sondern *etappenweise*, und dafür hat man eben Zwischenstationen nötig. Diese hypothetischen Zwischenstationen nennt man „einfachere Elementareinheiten des Lebens"; aus ihnen setzt man dann *die Phylogenese* (Stammesentwicklung) *der Zelle* zusammen, indem man behauptet, die Natur habe diese Sprünge bereits vor uns gemacht, um die erste Zelle aus der anorganischen Materie zu erzeugen. So soll die Urzeugung *wissenschaftlich annehmbar* werden.

---

[1] Näheres über die Chemie des Zellkerns s. bei Dr *Hans Malfatti*, Zur Chemie des Zellkerns (Sonderabdruck aus den Berichten des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck XX [1891—1892]). Vgl. auch *Hofmeister*, Über den Bau des Eiweißmoleküls (Verhandl. d. 74. Versammlung deutscher Naturforscher zu Karlsbad 1902; mitgeteilt in Naturwissenschaftl. Rundschau 1902, Nr 42). Ferner *Wilson*, The cell [2] 41 u. 330 ff.

Was wir eben auseinandergesetzt, sind nicht eigene Erfindungen. Es ist nur eine kurze Zusammenfassung des Beweisverfahrens, mittels dessen Gustav Schlater im Jahrgang 1899 des „Biologischen Zentralblattes“ (S. 729 ff) die Altmannsche Granulartheorie phylogenetisch zu verwerten sucht. Die hohe Bedeutung der neuentdeckten Elementareinheiten Altmanns soll darin bestehen, daß sie uns das Verständnis der Urzeugung etwas näher rücken. Schlater sagt hierüber selbst (S. 732): „Obschon wir gegenwärtig natürlich noch nicht im stande sind, den Moment zu erfassen, wo in einer komplizierten Eiweißmolekel der erste Lebensstrahl aufblitzte, welcher so eine tote Eiweißmolekel in einen lebendigen Organismus, sagen wir in einen Autoblasten, verwandelte, so liegt dennoch dieser Übergang unserem Verständnisse viel näher, als solch ein gigantischer Sprung der Evolution, wie der von einer toten Eiweißmolekel bis zu solch einem komplizierten Organismus wie die Zelle.“

„Geblitzt“ muß also doch einmal irgendwo werden, wenn das Leben entstehen soll, das gesteht auch Schlater zu. Ob es aber bei der Urzeugung eines Autoblasten blitzt oder bei der Urzeugung einer Zelle, ist schließlich ganz gleichgültig; das Aufblitzen des ersten Lebensfunkens in der toten Materie bleibt im ersteren Falle ebenso unerklärt wie im letzteren. Schlater hätte sich also seine ganze lange Beweisführung zu Gunsten der Bioblasten und Autoblasten, die über hundert Seiten umfaßt, ersparen können; denn er hat sich dabei ganz umsonst in Widerspruch mit den naturwissenschaftlichen Tatsachen gesetzt, die von Autoblasten, d. h. von freilebenden, selbständig existierenden Altmannschen Körnchen, nichts wissen, sondern bloß die Zellen als die niedersten Einheiten des organischen Lebens anerkennen. Er hat sich umsonst mit den wissenschaftlichen Denkgesetzen in Widerspruch gesetzt, welche es verbieten, die Granula Altmanns für Bioblasten, d. h. für wirkliche Elementareinheiten des Lebens zu erklären, weil sie eben tatsächlich nur biologisch-unselbständige Teile der wirklichen biologischen Einheiten, der Zellen, sind. Die ganze Beweisführung Schlaters hat somit ihren Zweck verfehlt. Es ist ihm nicht gelungen, die Existenz von Elementareinheiten zu begründen, die niedriger als die Zelle organisiert sind; es ist ihm ferner nicht gelungen, durch die Annahme dieser unbewiesenen Elementareinheiten das erste Aufblitzen des Lebens zu erklären. Summa summarum: ein neuer, offenkundiger Bankrott der Urzeugungstheorie.

Es ist also Anno 1899 der Urzeugung nicht besser ergangen als in allen früheren Kämpfen, die sie zu bestehen hatte. Immer ist sie unterlegen und Schritt für Schritt durch die Fortschritte der Naturforschung in das nebelgraue Gebiet der Theorie zurückgedrängt worden. Es dürfte von Interesse sein, die historische Rückzugsbewegung der Urzeugung unsern Lesern in ihren hauptsächlichen Etappen hier kurz vorzuführen.

Es gab eine Zeit, in der man die **Urzeugung**, die generatio aequivoca oder spontanea, für möglich und für wirklich hielt. Das war das sog. „finstere" Altertum und das „noch finsterere" Mittelalter. Damals glaubte man, das Werden der organischen Wesen stehe vielfach unter dem Einflusse der Gestirne. Wir meinen hiermit nicht die Träumereien der Astrologen, sondern die aristotelische Ansicht von der Bildung neuer organischer Wesen aus faulenden Substanzen; eine von den Himmelskörpern ausgehende geheimnisvolle Kraft sollte die Ursache derselben sein. Diese Urzeugungslehre der Alten, die philosophisch weit weniger widersinnig war als die moderne Urzeugungstheorie, und die zudem bei dem damaligen kindlichen Zustande der Naturforschung noch leichter verzeihlich war, als die moderne Urzeugungslehre es ist wurde von Naturforschern, Dichtern und Quacksalbern jener Zeit in mannigfacher Weise verwertet. Ein Beispiel hierfür bietet das auch in Virgils Georgica aufgenommene Rezept, wie man Bienen macht. Man legt ein totes Rind aus, klopft es tüchtig und läßt es in seinem eigenen Felle in Verwesung übergehen, bis sich in seinem Leibe die Bienen entwickeln. Dieses Rezept ist keineswegs aus der Luft gegriffen, sondern beruht auf einer allerdings irrtümlich gedeuteten Beobachtung. Es gibt nämlich außerordentlich bienenähnliche Fliegen, die „Schlammfliegen" der Gattung *Eristalis*, deren Larven in faulenden Stoffen sich entwickeln; daß die alten Schlammfliegen bereits ihre Eier ebendaselbst abgelegt hatten, konnte einem gewöhnlichen Beobachter leicht entgehen. Ja sogar der berühmte Ameisenstein *(lapis myrmecius)*, der in Ameisenhaufen sich bilden und die Natur der Ameise mit jener eines kostbaren, für verschiedene Gebrechen der Menschheit heilkräftigen Edelsteins verbinden sollte, ist keine leere Erfindung; denn er ging hervor aus der Beobachtung, daß man in den Ameisenhaufen die Kokons von Goldkäfern *(Cetonia)* antrifft, die in einer taubenei-großen, aus Erde gebildeten Hülle, wenn der Käfer bereits entwickelt ist, in der Tat ein smaragdgrünes oder goldgrünes lebendes Juwel umschließen[1].

Mit den Fortschritten der Naturbeobachtung in der Neuzeit näherte sich die Lehre von der Urzeugung immer mehr ihrem Untergang. Schon im 17. und 18. Jahrhundert wurde sie von Naturforschern wie **Redi**, **Malpighi**, **Swammerdam** und **Réaumur** energisch bekämpft und verlor, obgleich sie noch im 19. Jahrhundert manche theoretische Verfechter fand, immer mehr an Boden. Auf dem Gebiete der Parasitenkunde versetzten ihr v. **Siebold** und R. **Leuckart** in der Mitte des 19. Jahrhunderts

[1] Vgl. **Lochner** v. **Hummelstein**, Lapis myrmecias falsus, cantharidibus gravidus (Ephem. Ac. Nat. Curios [1687], Observ. CCXV 436—441).

tödliche Streiche, auf dem Gebiete der Infusorienkunde Ehrenberg, auf dem Gebiete der Bakterienkunde de Bary und namentlich Pasteur. So wurde von der modernen Naturwissenschaft ein Bollwerk der Urzeugung nach dem andern im Sturme genommen, bis von ihr schließlich nicht mehr übrig blieb als — ein „Postulat der Wissenschaft“.

Bereits 1651 hatte der Engländer William Harvey in seiner Schrift De generatione animalium den berühmten Grundsatz aufgestellt: *Omne vivum ex ovo.* In dieser Form ist er allerdings nicht allgemein gültig; denn die einzelligen Organismen vermehren sich nicht durch Eier, sondern durch Zellteilung oder durch Knospung, die übrigens nur eine besondere Form der Zellteilung ist[1]. Er mußte daher die Fassung erhalten: *Omne vivum ex vivo.* Erst zwei Jahrhunderte später konnte der Begründer der Cellularpathologie, Rudolf Virchow, 1858 dem Harveyschen Satze das zweite moderne Grundaxiom der Biologie an die Seite stellen: *Omnis cellula ex cellula.*

Die Lehre von der Urzeugung fand nämlich eine Zeitlang eine letzte Zufluchtsstätte in eben jener Zellenlehre, die ihr später den letzten Gnadenstoß gab. Schwann hatte, um die Entstehung der Zelle zu erklären, seine Cytoblastemtheorie aufgestellt, nach welcher die Zellbildung in dem noch nicht organisierten Stoffe nach Art eines Kristallisationsprozesses stattfinden sollte. Als erster „Niederschlag“ aus dem Urbildungsstoffe, dem Cytoblastem, erschien das Kernkörperchen der Zelle, um das eine Membran sich formte; zwischen Kernkörperchen und Membran sollte dann durch Endosmose eine Flüssigkeit eindringen, welche den Zellkern bildete; um den Kern entstand dann eine zweite Membran, zwischen diese und den Kern drang abermals durch Endosmose neue Flüssigkeit ein, bis die Membran schließlich einen Zelleib umschloß, in dessen Mitte der Kern mit dem Kernkörperchen ruhte. So dachte sich Schwann die spontane Entstehung der Zelle aus dem unorganisierten Stoffe durch generatio aequivoca; es war eine ganz geistreiche Idee; aber sie entsprach nicht den Tatsachen, und man mußte sie daher bald fallen lassen.

Von der Cytoblastemtheorie Schwanns unterscheidet sich die etwas spätere Blastemtheorie des Franzosen Charles Robin dadurch vorteilhaft, daß sie die Bildung neuer Zellen nicht aus einem unorganisierten Stoffe erfolgen läßt. Die Blasteme Robins, die Bildungsherde neuer Zellen, sind das Produkt von bereits vorher existierenden Zellen desselben Organismus. Hier kann man also schon von einer generatio aequivoca oder Urzeugung nicht mehr reden. Auch insofern bezeichnete die Robinsche Auffassung eine Annäherung an die wirklichen Vorgänge der Zellbildung, als er nicht das

[1] Vgl. hierüber oben S. 72.

Kernkörperchen, sondern den Kern der neuen Zelle zuerst entstehen und um diesen dann eine Schicht von Protoplasma sich ablagern ließ, die sich endlich noch mit einer Membran umgab.

Aber auch diese Vorstellung von der Genesis der Zelle entsprach nicht der Wirklichkeit. Allerdings fand sie längere Zeit eine mächtige Stütze in der Embryonalentwicklung der Insekten. Während man bei den höheren Tieren längst schon festgestellt hatte, daß die Keimhaut (das Blastoderm) des Embryos durch fortgesetzte Zellteilung aus dem Furchungskerne entstehe, der aus der Verbindung von Ei- und Samenkern hervorgeht, schien es bei den Insekten noch lange, als ob hier eine freie Zellbildung im Robinschen Sinne vorläge. August Weismann glaubte noch 1864 in seinen klassischen Studien über „die Entwicklung der Dipteren" für diese freie Zellbildung eintreten zu müssen, da er bei der Bildung der Keimhaut dieser Insekten keine Zellteilungsvorgänge wahrnehmen konnte. Ja selbst noch im Jahre 1888 vermeinte Henking[1] gefunden zu haben, daß im Ei von *Musca* die Kerne der Keimhaut nicht durch Kernteilung aus dem Furchungskerne, sondern durch freie Kernbildung in den zwischen den Dottermassen zerstreuten Plasmainseln sich bildeten. Korschelt und Heider bemerken hierzu in ihrem vortrefflichen „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere"[2] mit Recht: „Doch scheint uns diese Ansicht durchaus unhaltbar." In jenen Insekteneiern, die an Nahrungsdotter (Deuteroplasma) so außerordentlich reich sind wie die Fliegeneier, entziehen sich nämlich die Zellteilungsvorgänge dem Auge des Mikroskopikers nur allzu leicht. In den dotterarmen Eiern anderer Insekten (der Blattläuse, Gallmücken und Gallwespen) sind sie dagegen zweifellos konstatiert worden, und wir müssen daher diese als Norm für die tatsächlichen Verhältnisse bei der Blastodermbildung im Insektenei nehmen. Hiermit ist die letzte Schanze der „freien Zellbildung" zerstört; es gilt nunmehr als allgemeines Gesetz, daß nicht bloß jede neue Zelle aus einer schon vorhandenen Zelle, sondern auch jeder neue Zellkern aus einem schon vorhandenen Zellkerne entsteht.

Zu den beiden älteren biologischen Grundaxiomen Harveys und Virchows gesellte sich daher 1897 der von dem berühmten Botaniker Strasburger aufgestellte dritte Satz: *Omnis nucleus ex nucleo.* In ihm hat der Antagonismus der modernen Biologie gegen die Urzeugungstheorie seinen Höhepunkt erreicht. Durch die drei Axiome: Omne vivum ex vivo, Omnis cellula ex cellula, Omnis nucleus ex nucleo ist

[1] Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XLVI).

[2] Spezieller Teil, 2. Heft, Jena 1892, 764.

die Urzeugung für den modernen Naturforscher endgültig abgetan. Sie kann nur noch außerhalb des naturwissenschaftlichen Denkbereiches ihre Existenz fristen [1].

Hieraus folgt mit unerbittlicher Notwendigkeit, daß auch die erste Entstehung des organischen Lebens auf Erden nicht durch Urzeugung stattgefunden haben kann, und daß es völlig unwissenschaftlich ist, diese Urzeugung trotz ihrer Unhaltbarkeit als Postulat der Wissenschaft hinzustellen. Gerade unsere modernen Entwicklungstheoretiker betonen ja mit so großem Nachdruck, daß die heutigen Naturgesetze von Anfang an gültig gewesen sein müssen, und daß wir diese Naturgesetze als sichere Norm auch für die älteste Vorgeschichte der Tier- und Pflanzenwelt annehmen müssen, wenn wir das Problem der Deszendenz wissenschaftlich lösen wollen. Sie berufen sich also zu Gunsten der Urzeugungshypothese ganz vergeblich auf den „einheitlichen Kausalzusammenhang der Naturerscheinungen". Treffend entgegnet hierauf J. Reinke[2]: „Ich bin der Meinung, . . . daß die Annahme einer Urzeugung vor langen Jahren genau so wenig unsern Begriffen von Kausalität entspricht, als wenn man die Hypothese aufstellen wollte, daß vor einer Million von Jahren das Wasser von selbst den Berg hinaufgeflossen wäre." Es ist daher, wie Reinke mit Recht betont, kaum eine größere Selbstironie möglich, als wenn ein und derselbe Mann als denkender Naturforscher die Urzeugung verwirft und sie dabei in demselben Atemzuge als philosophischer Denker für ein Postulat der Wissenschaft erklärt.

Was ist ein „Postulat der Wissenschaft"? Diesen Namen kann nur eine Wahrheit führen, die sich mit logischer Konsequenz aus den Tatsachen ergibt, niemals aber eine Hypothese, die mit den Tatsachen im Widerspruche steht.

Was ist sonach ein wirkliches Postulat der Wissenschaft für die Erklärung des ersten Ursprungs des organischen Lebens?

Das Leben auf Erden kann nicht ewig bestanden haben; darüber läßt uns die moderne Kosmogonie außer Zweifel, indem sie uns lehrt, daß auch

---

[1] Daß wir mit dieser Ansicht auch unter den Naturforschern der Gegenwart nicht allein stehen, geht aus dem Buche „Die Welt als Tat" [1] (Berlin 1899), des Botanikers J. Reinke hervor, das 1903 in dritter Auflage erschien. Derselbe weist in einem fast 30 Seiten langen Kapitel (S. 305—332) die Unmöglichkeit der Urzeugung nach und zieht hieraus ebenfalls den Schluß, daß wir ohne die Annahme einer Schöpfung die erste Entstehung der organischen Wesen nie und nimmer erklären können. Vgl. auch Reinkes „Einleitung in die theoretische Biologie" (1901) 555—562 und dessen Abhandlung: Der Ursprung des Lebens auf der Erde (Thürmer-Jahrbuch 1903).

[2] Einleitung in die theoretische Biologie 558.

unsere Erde einst in glutflüssigem Zustande sich befand. Wo kamen also die ersten Organismen her? Sie mit Thompson und Helmholtz durch Meteore von andern Planeten auf unsere Erde herabfallen zu lassen, ist ein vergebliches Kreiselspiel[1]; denn auch auf den Planeten anderer Sonnensysteme muß das Leben einmal angefangen haben, weil auch sie denselben kosmogonischen Gesetzen unterliegen. Wie entstanden somit die ersten Organismen? Jede Wirkung muß eine hinreichende Ursache haben. Die organische Materie kann diese Ursache nicht gewesen sein; das beweist uns die Naturwissenschaft, indem sie die Urzeugung als den Tatsachen widersprechend verurteilt. Außer der anorganischen Materie und ihren Gesetzen gab es aber damals noch nichts in der Welt. Also muß es eine außerweltliche Ursache gewesen sein, welche aus der Materie die ersten Organismen hervorbrachte. Die außerweltliche, d. h. trotz ihrer Allgegenwart in der Welt von dieser substantiell verschiedene, intelligente Ursache ist eben der von dem modernen Monismus so verkannte und gefürchtete persönliche Schöpfer.

Der Monismus hat aus dieser theistischen Gottesidee, um sie bequemer beseitigen zu können, ein Zerrbild gemacht, das schließlich sogar zu einem „gasförmigen Wirbeltier" (Haeckel) ausgestaltet wurde und den philosophischen Kenntnissen seiner Erfinder ein bedenkliches Armutszeugnis ausstellt. Was aber der Monismus selber als „neue Gottesidee" erdacht und an die Stelle des persönlichen Schöpfers gesetzt hat, ist nichts weiter als ein phantastisches Götzenbild, dem man ein theistisches Mäntelchen umhängt, um seine atheistischen Blößen zu verdecken. Alles, was an der monistischen Gottesidee Annehmbares ist, hat sie vom Theismus geborgt: die Allgegenwart Gottes in der Natur, sein Wirken in allen Geschöpfen usw. Was ihr jedoch eigentümlich ist und sie von der theistischen Gottesidee unterscheidet, nämlich die substantielle Identität von Gott und Welt, das ist ein philosophisches Unding. Ein mit der Welt identischer und sich durch sie entwickelnder Gott ist nicht ein unendlich vollkommenes Wesen, das den Grund seines Daseins ewig in sich selber hat, sondern ein Agglomerat von Unvollkommenheiten und Widersprüchen. Das dürfte auch jeder denkende Naturforscher einzusehen imstande sein.

---

[1] „Männer wie Lord Kelvin (Thompson) und Helmholtz", so sagt Reinke a. a. O. 559, „hätten wohl ihre Hypothese von der Einwanderung der Urzellen von einem andern Himmelskörper auf die Erde nicht ersonnen, wenn sie die Urzeugung nicht als ‚rettungslos verloren' angesehen hätten." — Es sei übrigens bemerkt, daß gerade Thompson sich wiederholt ganz entschieden für die Annahme eines Schöpfers ausgesprochen hat. Vgl. Karl Kneller S. J., Das Christentum und die Vertreter der neueren Naturwissenschaft, Freiburg i. B. 1903, 28—30, und The American Quarterly Review XXVIII (1903) 603.

Wir schließen daher unsere Studie über die Urzeugung mit dem folgenden Satze:

Also ist die Annahme eines persönlichen Schöpfers ein wirkliches „Postulat der Wissenschaft". Denn, wie auch J. Reinke richtig hervorhebt: „Wenn man annimmt, daß lebendige Wesen überhaupt einmal aus unorganischen Stoffen entstanden sind, so ist meines Dafürhaltens die Schöpfungshypothese die einzige, die den Anforderungen der Logik und der Kausalität und damit einer besonnenen Naturforschung entspricht" [1].

---

[1] A. a. O. 559.

Achtes Kapitel.

Gedanken zur Entwicklungslehre[1].

1. Die verschiedenen Bedeutungen des Wortes „Darwinismus" 167. Vierfacher Sinn desselben 170. Was haben wir also vom Darwinismus zu halten? 171 Die Darwinsche Selektionstheorie als ausschließliche Form der Entwicklungslehre ist unhaltbar 172. Ihre Ausdehnung zu einer „allgemeinen Weltanschauung" (Haeckelismus) ist ein Unfug 174. Ebenso ihre Anwendung auf den Menschen. Was haben wir aber von der Entwicklungstheorie an sich zu halten? 175.

2. Der Gegenstand der Entwicklungstheorie als naturwissenschaftlicher Theorie 175. Die erste Entstehung des Lebens fällt nicht in ihren Bereich 177. Ihr Gebiet ist die tatsächliche und ursächliche Erforschung der organischen Formenreihen 179.

3. Die Entwicklungstheorie im Lichte der kopernikanischen Weltanschauung 179. Entwicklung der Himmelskörper nach der Kant-Laplaceschen Theorie. Die geologische Entwicklung unserer Erde und ihre natürlichen Ursachen 180. Die Reihenfolge der Pflanzen- und Tierarten im Laufe der Erdgeschichte ist durch natürliche Ursachen zu erklären, also durch Entwicklung, nicht durch fortwährende Neuschöpfungen 181. Einige Beispiele hierfür aus der Paläontologie 182.

4. Philosophische und naturwissenschaftliche Grenzmarken der Entwicklungstheorie 185. Erstens: Philosophische Grenzmarken. Die Annahme eines persönlichen Schöpfers. Die Einwirkung desselben auf die Entstehung der Urorganismen von unbekannter Zahl und Entwicklungsweise 186. Für den menschlichen Geist ist ein Schöpfungsakt erforderlich 188. Zweitens: Naturwissenschaftliche Grenzmarken 190. Hypothese und Theorie. Konstanztheorie und Deszendenztheorie 191. Eine vielstammige Entwicklung ist tatsächlich wahrscheinlicher als eine einstammige 193. Noch zu lösende Fragen über den Verlauf und die Ursachen der Stammesentwicklung 195.

5. Systematische und natürliche Art 197. Die natürliche Art ist eine genetisch zusammenhängende Formenreihe systematischer Arten. Naturwissenschaftliche und philosophische Bedeutung der Unterscheidung zwischen natürlicher und systematischer Art 198. Die Entwicklungstheorie ist mit der Schöpfungslehre vollkommen vereinbar 199.

1. Die verschiedenen Bedeutungen des Wortes „Darwinismus".

Schon seit mehr als 40 Jahren tobt in der Geisterwelt ein neuer Kampf, der von beiden Seiten mit großer Heftigkeit und Energie geführt

[1] Eine im „Biologischen Zentralblatt" 1891 (Nr 22–23) veröffentlichte Abhandlung, welche die Stammesentwicklung der *Dinarda*-Formen behandelte, gab Veranlassung zu manchen einseitigen Deutungen meiner Stellung zur Entwicklungslehre.

wird. Auf der einen Seite lautet die Parole: Entwicklung der Arten; auf der andern Seite: Unveränderlichkeit der Arten. Wer wird

---

Für die bei unsern *Formica*-Arten lebenden Käfer der Gattung *Dinarda* glaubte ich zeigen zu können, daß sie nicht als Arten im strengen Sinne aufzufassen seien, sondern als Rassen, die auf verschiedenen Stufen zur Artbildung stehen; ferner ließ sich nachweisen, daß die zwischen unsern verschiedenen *Dinarda*-Formen obwaltenden Unterschiede als Anpassungscharaktere an ihre Lebensweise bei den verschiedenen Arten der Wirtsameisen sich darstellen. Auch manche andere Tatsachen aus meinem Spezialgebiete der Ameisengäste und Termitengäste, die ich daselbst kurz erwähnte, schienen mir zu Gunsten einer gemäßigten Entwicklungstheorie zu sprechen. Ich bemerkte jedoch ausdrücklich, daß ich letztere Theorie nur insoweit als berechtigt anerkenne, als sie für bestimmte Formenreihen auf Grund der Tatsachen wirklich beweisbar ist; die sog. „Postulate", die von monistischer Seite im Namen der Entwicklungstheorie erhoben werden, lehnte ich dagegen entschieden ab.

Trotz dieser wichtigen Einschränkung glaubte ein Referent in der „Schlesischen Zeitung" vom 21. Januar 1902 mich für die Abstammungslehre schlechthin in Anspruch nehmen zu dürfen. Später erschien in der „Beilage zur Allgemeinen Zeitung" vom 17. Juni 1902 (Nr 136) ein längerer Bericht von Dr K. Escherich unter dem Titel: „Ein Jesuitenpater als Anhänger der Abstammungslehre." Dort wurden zwar meine eigenen Anschauungen mit anerkennenswerter Sachlichkeit wiedergegeben und ausdrücklich bemerkt, daß ich die Ausdehnung der Entwicklungstheorie auf den Menschen nicht für berechtigt halte. Daran knüpfte der Referent jedoch die Hoffnung, daß bald auch die Entwicklungslehre schlechthin von mir und von der ganzen katholischen Kirche (!) akzeptiert werden würde. Eine scharfe Scheidung dessen, was an der Entwicklungstheorie berechtigt ist im Gegensatz zu ihren darwinistisch-monistischen Zutaten, scheint mir daher an dieser Stelle unbedingt geboten. Ferner stellte mich Herr Dr Escherich in jenem Referate in einen Gegensatz zu den übrigen Vertretern der christlichen Weltanschauung und speziell zu den übrigen katholischen Theologen, der tatsächlich nicht besteht. Es ist durchaus kein „Dogma", daß jede Art einem besondern Schöpfungsakte ihr Dasein verdanke. Schon vor mehr als 25 Jahren erschien in den „Stimmen aus Maria-Laach" (XIII, 1877) eine ausführliche Abhandlung von P. Knabenbauer S. J.: „Glaube und Deszendenztheorie." Daselbst heißt es z. B. S. 72: „Von seiten des Glaubens ist es nicht verwehrt, die Abstammung der gegenwärtigen Pflanzen- und Tierarten von einigen wenigen Grundformen anzunehmen." Ähnliche Anschauungen hat auch Professor Schanz in seiner „Apologie des Christentums" (1895) entwickelt, worauf ein Artikel in der Beilage zur „Germania" vom 3. Juli 1902 (Nr 150; ferner „Deutsche Reichszeitung" Nr 326) bereits hingewiesen hat. Endlich wurde in den „Stimmen aus Maria-Laach" schon seit mehr als 20 Jahren wiederholt betont, daß man zwischen Darwinismus und Entwicklungstheorie sorgfältig unterscheiden müsse; obwohl ersterer zu verwerfen ist, sprechen doch viele Tatsachen zu Gunsten einer Entwicklung der organischen Arten innerhalb bestimmter Formenreihen.

Escherichs Referat über meine Stellung zur Deszendenztheorie wurde später in der „Frankfurter Zeitung" vom 18. Juli 1902 (Nr 197), in der „Deutschen Zeitung" (Nr 168) und in der „Bohemia" (Nr 198) vom 20. Juli auszugsweise verwertet unter dem unglücklichen Titel: „Ein Jesuit als Anhänger des Darwinismus." Um alle Mißverständnisse zu beseitigen, die durch jene Zeitungsberichte veranlaßt worden

dadurch nicht erinnert an jenen andern großen Geisterkampf, der vor 350 Jahren begann zwischen dem kopernikanischen und dem ptolemäischen Weltsystem, und der ein Jahrhundert lang mit wechselndem Erfolge dauerte, bis er schließlich mit dem endgültigen Siege des ersteren endete? Ist der heutige Kampf zwischen der Entwicklungstheorie und der Konstanztheorie vielleicht nur eine neue Etappe jenes großen weltbewegenden Streites? Und wie wird wohl die endliche Entscheidung in demselben ausfallen?

Der Kampf, um den es sich handelt, wurde, wie bekannt, durch Charles Darwins Buch über die Entstehung der Arten in der Mitte des verflossenen Jahrhunderts eröffnet. Allerdings hatten schon an der Wende des 18. und 19. Jahrhunderts Vorpostengefechte stattgefunden, veranlaßt durch die Theorien Lamarcks und Geoffroy St Hilaires. Die neuen Entwicklungsideen waren jedoch damals den übermächtigen Angriffen Cuviers rasch unterlegen. Erst mit dem Jahre 1859 begann eigentlich jene große Geisterschlacht, die von dem ersten Führer der angreifenden Armee, Charles Darwin, den Namen erhalten hat. Es handelt sich also um den Kampf für und gegen den sog. Darwinismus.

Ich sage, den sogenannten Darwinismus. Einige Worte zur Klärung der Sachlage sind hier unbedingt nötig. Allmählich verzieht sich der dichte Pulverdampf, der das Schlachtfeld vor unsern Blicken verhüllte: man kann heute viel klarer als vor 20 oder 30 Jahren die verschiedenen Armeekorps der Gegner und ihre verschiedenen Stellungen übersehen, ihre Stärke und ihre Kampfesweise richtiger beurteilen und die von ihnen errungenen und noch zu erringenden Erfolge sicherer abschätzen. Da zeigt sich denn, daß die Zahl der wissenschaflichen Streiter, die unter Darwins Leibfähnlein versammelt sind, nur noch eine verhältnismäßig geringe ist. Weitaus die Mehrzahl der wissenschaftlichen Kämpfer für die ehemals „Darwinismus" genannte Sache stehen jetzt unter der Fahne der Entwicklungstheorie, nicht mehr unter derjenigen des Darwinismus. Neben diesen Linientruppen tut sich unter Ernst Haeckels Führung ein Korps von Freischärlern und Freibeutern hervor durch das Getöse, das sie im Namen der „Wissenschaft" verursachen. Ihre Waffen sind jedoch nicht von der besten und edelsten Art, und ihr Ziel ist nicht der Triumph der Wahrheit, sondern vielmehr die Plünderung des christlichen Lagers, das sie hinter dem Zentrum der gegnerischen Stellung vermuten. Aber der

---

sein könnten, sollen hier einige Gedanken zur Entwicklungslehre eingehend dargelegt werden, welche auch den Gegenstand populär-wissenschaftlicher Vorträge in verschiedenen Städten Deutschlands und in Luxemburg seit 1901 bildeten. Daß es namentlich von extrem darwinistischer Seite an Angriffen gegen die hier entwickelten Anschauungen nicht fehlen würde, war vorauszusehen. Berücksichtigung können jene Angriffe jedoch nur insoweit finden, als sie auf sachliche Gründe sich stützen.

Sieg ist ihnen nicht hold; sie ziehen sich mit ihren hölzernen Schwertern eine Schlappe nach der andern zu und verhindern dadurch nur den Sieg der wissenschaftlichen Elitetruppen, die mit besseren Waffen für die Entwicklungstheorie kämpfen.

Doch es ist Zeit, daß wir das Schlachtenbild, das vor unsern Blicken sich entrollt hat, mit nüchternen Worten erklären.

Wenn wir die Frage beantworten wollen: Was haben wir vom Darwinismus zu halten? so müssen wir vor allem die verschiedenen Bedeutungen dieses Wortes uns klar zu machen suchen.

Die erste und eigentlichste Bedeutung des Wortes Darwinismus ist die von Charles Darwin aufgestellte Selektionstheorie, d. h. jene spezielle Form der Deszendenzlehre, welche die Entwicklung der organischen Arten auf die natürliche Zuchtwahl als auf ihre einzige oder doch wenigstens als auf ihre Hauptursache zurückführt. Wie der Mensch mit seiner Intelligenz unter den Rassen der Haustiere eine künstliche Zuchtwahl ausübt, indem er jene Abänderungen derselben, die seinen Zwecken entsprechen, zur Nachzucht auswählt: so nimmt Darwin eine völlig absichtslose „Naturauslese“ an, durch welche die im Kampfe ums Dasein sich zufällig als besser existenzfähig erweisenden Varietäten erhalten bleiben und ihre Eigentümlichkeiten durch Vererbung immer mehr steigern, während die minder existenzfähigen Varietäten aussterben. Dies ist der Grundgedanke der Selektionstheorie Darwins.

Die zweite Bedeutung des Wortes Darwinismus erwuchs aus der Verallgemeinerung der Darwinschen Selektionstheorie zu einer neuen sog. philosophischen Weltanschauung. Nicht nur die organischen Arten, sondern überhaupt die ganze Weltordnung sollte durch zufälliges „Überleben des Passendsten“ aus einem ursprünglich gesetzlosen Chaos entstanden sein. Diese darwinistische Weltanschauung hatte in Deutschland Ernst Haeckel zu ihrem hauptsächlichen Begründer und Verfechter; daher ward sie auch „Haeckelismus“ genannt. Sie trägt den gleisnerischen Namen realistischer Monismus, der aber richtiger materialistischer Atheismus heißen sollte.

Die dritte Bedeutung des Wortes Darwinismus ergab sich aus der Anwendung der darwinistischen Selektionstheorie auf den Menschen. In diesem Sinne bezeichnet man als „Darwinismus“ die Lehre von der tierischen Abstammung des Menschen, sei es nun die Vogtsche Affentheorie oder deren moderne Stellvertreter. Nach dieser „darwinistischen“ Auffassung ist der Mensch seinem Leibe wie seiner Seele nach nichts weiter als eine zufällig etwas höher entwickelte Bestie. Der erste, der diese Folgerung aus dem darwinistischen System zog, war der Engländer Huxley in seinem Buche „Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur“

(Braunschweig 1863). Ihm folgte Haeckel in seiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" (1868). Darwin konnte sich erst 1871 in seiner „Abstammung des Menschen" entschließen, seine Theorie auf den Menschen auszudehnen. In sachlicher Beziehung ist aber gerade dieses Buch Darwins das schwächste seiner wissenschaftlichen Werke. Eine ausführliche anatomische Begründung der Affenabstammung des Menschen versuchte 1887 Wiedersheim in seinem Buche „Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit" [1]. Eine vortreffliche Widerlegung dieses letzteren Phantasiestückes gab O. Hamann 1892 in seiner Studie „Darwinismus und Entwicklungslehre" (S. 108 ff). Auch in J. Rankes zweibändigem Werke „Der Mensch" sind die Schwächen jener darwinistischen Beweisführung eingehend dargelegt.

Die vierte Bedeutung endlich, die man mit dem Worte „Darwinismus" verbindet, beruht auf einer Übertragung desselben von der darwinistischen Form der Deszendenztheorie auf die Deszendenztheorie überhaupt. In diesem Sinne, der auch heute noch, obwohl auf einer Begriffsverwechslung beruhend, trotzdem in populären Kreisen weit verbreitet ist, bezeichnet man als „Darwinismus" die Lehre von der Entwicklung der organischen Arten, im Gegensatze zur Konstanztheorie, welche annimmt, daß die systematischen Arten unveränderlich und in ihrer heutigen Gestalt ursprünglich geschaffen seien. In diesem weitesten Sinne des Wortes wäre also jeder Naturforscher, welcher die systematischen Arten irgend einer Tier- oder Pflanzengattung für untereinander stammesverwandt erklärt, ein fälschlich sog. Darwinist.

Diese Anwendung des Wortes Darwinismus sollte man heute doch endgültig aufgeben, da sie nur Verwirrung stiftet. Sie beruht, wie wir nochmals betonen, auf einem logischen Schnitzer, weil sie die Entwicklungstheorie überhaupt mit einer besondern Form derselben verwechselt. Dieser Schnitzer mochte vor 40 Jahren, als die Darwinsche Entwicklungstheorie die einzige bekannte war, verzeihlich sein; heute ist er es nicht mehr. Gegenwärtig dient die Identifizierung der Begriffe „Darwinismus" und „Entwicklungstheorie" nur noch zu tendenziösen Zwecken, indem einerseits die Anhänger des Darwinismus ihre Zuflucht zu derselben nehmen, um für ihre abgelebte Theorie in populären Kreisen Propaganda zu machen, während anderseits die Gegner der Entwicklungslehre jeden Versuch, die Konstanz der systematischen Arten in Zweifel zu ziehen, mit dem Vorwurfe des „Darwinismus" totzuschlagen versuchen.

Jetzt wird es uns leichter werden, die Frage zu beantworten: Was haben wir vom Darwinismus zu halten? Diese eine Frage löst sich nämlich jetzt in folgende vier Fragen auf:

---

[1] In dritter Auflage, Tübingen 1902, erschienen.

1. Was haben wir von der darwinistischen Selektionstheorie zu halten?

2. Was haben wir von der Verallgemeinerung der darwinistischen Selektionstheorie zu einer realistisch-monistischen Weltauffassung zu halten?

3. Was haben wir von der Anwendung der darwinistischen Selektionstheorie auf den Menschen zu halten?

4. Was haben wir von der Entwicklungslehre im Gegensatz zur Konstanztheorie zu halten?

Die Beantwortung dieser letzten, vierten Frage soll den eigentlichen Gegenstand unserer Untersuchung bilden. Auf die drei ersten Fragen werden wir hier nur kurz eingehen, da sie schon oft beantwortet worden sind und auch viel kürzer beantwortet werden können.

Erstens. Die darwinistische Selektionstheorie als ausschließliche Form der Entwicklungslehre kann heutzutage wissenschaftlich kaum mehr in Betracht kommen.

Sie besitzt eine Reihe von Mängeln, auf welche schon 1874 Albert Wigand[1] hingewiesen hatte, und deren Erkenntnis man sich nicht mehr entziehen kann. Die Selektionstheorie ist erstens in prinzipieller Beziehung unzulänglich; denn die Naturauslese vermag wohl Unzweckmäßiges auszumerzen, aber nicht Zweckmäßiges zu erzeugen. Daher bleibt bei ihr die Entstehung der neuen nützlichen Abänderungen, die zur Bildung neuer Arten geführt haben sollen, dem Zufall überlassen. Mit einer Zufallstheorie ist aber für die Erklärung der Gesetzmäßigkeiten in der Natur nichts anzufangen. Zweitens gehören die meisten Artunterschiede der Systematik zu den biologisch indifferenten Eigenschaften, die für die Existenz des Individuums und der Art keinen Nutzen im Kampfe ums Dasein bringen; daher kann die Naturauslese diese Unterschiede nicht „gezüchtet" haben, weil sie an ihnen keinen Anhaltspunkt für ihre Tätigkeit fand. Drittens stehen endlich die zahllosen, unmerklich kleinen Variationen, deren allmähliche Häufung durch ungeheuer lange Zeiträume diese Theorie, um auch nur die Entstehung einer einzigen neuen Art zu erklären, verlangen muß, im Widerspruch mit den paläontologischen Tatsachen; denn die Faunen und Floren der Vorzeit zeigen ebenso wie jene der Gegenwart ein bestimmtes System von Kreisen, Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten

[1] Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers I. — Vgl. auch G. Wolff, Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre (Biolog. Zentralblatt X [1891], Nr 15 u. 16); ferner O. Hamann, Entwicklungslehre und Darwinismus, Jena 1892, 9. Kap.; Aug. Pauly, Wahres und Falsches an Darwins Lehre, München 1902; Max Kassowitz, Die Krisis des Darwinismus (Die Zukunft, 15. Febr. 1902).

der Lebewesen, keineswegs aber jenes Chaos von unmerklich kleinen Variationen, das sie nach der Selektionstheorie aufweisen müßten.

Daher ist diese Theorie in ihrer ausschließlichen Gestalt heutzutage von den meisten Naturforschern aufgegeben. Auf sie bezieht sich das vielleicht etwas scharfe Urteil, welches ein namhafter moderner Zoologe, Dr Hans Driesch, im „Biologischen Zentralblatt" 1896 (S. 355) über den Darwinismus aussprach, indem er schrieb: „Der Darwinismus gehört der Geschichte an wie das andere Kuriosum unseres Jahrhunderts: die Hegelsche Philosophie; beide sind Variationen über das Thema ‚Wie man eine ganze Generation an der Nase führt', und nicht gerade geeignet, unser scheidendes Säkulum in den Augen späterer Geschlechter besonders zu heben." Und im Jahrgang 1902 desselben „Biologischen Zentralblattes" (S. 182) sagt er: „Für Einsichtige ist der Darwinismus lange tot; was zuletzt noch für ihn vorgebracht ward [1], ist nicht viel mehr als eine Leichenrede, ausgeführt nach dem Grundsatze: De mortuis nihil nisi bene, und mit dem inneren Eingeständnis der Unzulänglichkeit des Verteidigten." Kaum minder bedeutsam äußerte sich Professor Oskar Hertwig, Direktor des Anatomisch-biologischen Instituts der Berliner Universität, in einer Rede, die er über die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert auf der Versammlung deutscher Naturforscher zu Aachen am 17. September 1900 hielt. Er macht daselbst (S. 15) auf die Notwendigkeit aufmerksam, zwischen Entwicklungslehre und Selektionstheorie genau zu unterscheiden, und fährt dann fort: „Beide stehen auf einem sehr verschiedenen Grund und Boden. Denn mit Huxley können wir sagen: ‚Wenn die Darwinsche Hypothese auch weggeweht würde, die Entwicklungslehre würde noch stehen bleiben, wo sie stand.' In ihr besitzen wir eine auf Tatsachen beruhende, bleibende Errungenschaft unseres Jahrhunderts, die jedenfalls mit zu ihren größten gehört." Inwieweit die Entwicklungslehre wirklich auf Tatsachen beruht, werden wir später noch etwas näher zu erörtern haben.

Daß Darwinismus und Entwicklungslehre zwei wesentlich verschiedene Begriffe sind, geht auch aus den Entwicklungstheorien von Oswald Heer [2], Kölliker, Eimer, Hugo de Vries usw. zur Genüge hervor, welche das darwinistische Selektionsprinzip scharf bekämpfen oder eng begrenzen. Obwohl Kölliker und Eimer ihre Theorien leider gleich den

---

[1] Von L. Plate in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1899: „Die Bedeutung und Tragweite des Darwinschen Selektionsprinzips." Seither ist Plates Schrift in zweiter vermehrter Auflage (Leipzig 1903) erschienen unter dem Titel: „Über die Bedeutung des Darwinschen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung."

[2] Vgl. O. Heer, Urwelt der Schweiz [2], Zürich 1883, 18. Kap.

Darwinisten auf mechanisch-monistischer Basis errichtet haben[1], so erwarben sie sich doch große Verdienste durch die wissenschaftliche Bekämpfung des Darwinismus, indem sie innere Entwicklungsursachen als Hauptmoment für die hypothetische Stammesentwicklung der Organismen nachwiesen. Eimers Studien über bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) wurden nach seinem Tode durch seine Schüler Dr Gräfin Maria v. Linden und Dr Fickert fortgesetzt. Bemerkenswert ist es ferner, daß der bekannte Botaniker E. Strasburger, der früher auf dem Standpunkte der Selektionstheorie stand, sich neuerdings entschieden von ihr losgesagt hat[2].

Allerdings gibt es gegenwärtig in Deutschland einige hervorragende Zoologen, vor allen Professor August Weismann in Freiburg i. Br., welche dem Namen nach die sog. „Allmacht der Naturzüchtung" Darwins immer noch verteidigen[3]. Wenn man jedoch näher zusieht, so bemerkt man, daß auch Weismanns „Neodarwinismus" auf einem etappenweisen Rückzuge begriffen ist. Indem Weismann 1895 die „Germinalselektion" (Keimesauslese) als letztes Bollwerk der Selektion aufstellte, hat er bereits selber anerkannt, daß nicht die natürliche Zuchtwahl Darwins, sondern innere Entwicklungsursachen der eigentliche Hauptfaktor einer geordneten Entwicklung der organischen Welt sein müssen[4]. Als Hilfsfaktor behält jedoch die Selektion auch heute noch eine mehr oder minder große Bedeutung in der wissenschaftlichen Deszendenztheorie.

Zweitens. Noch kürzer als über die Darwinsche Selektionstheorie können wir uns fassen über die Verallgemeinerung derselben zu einer sog. realistisch-monistischen Weltanschauung. Dieselbe ist einfach ein im Namen der Wissenschaft getriebener Unfug.

Sie ist ein philosophischer Unfug, weil sie die Entstehung aller Gesetzmäßigkeit in der Naturordnung auf die Leugnung jeder ursprünglichen Gesetzmäßigkeit als auf ihre eigentliche Ursache zurückführt. Sie ist ferner ein theologischer Unfug, obwohl sie sich mit dem Namen einer „Religion der Zukunft" brüstet; denn sie verwandelt den Begriff Gottes, des vollkommensten Wesens, den sie zum Scheine beibehält, in ein reines Nichts; daher sollte sie sich statt „Monismus" mit dem ehrlicheren Namen „Atheismus" benennen. Diese haeckelistische Weltanschauung ist endlich auch ein sozialer Unfug, welcher eine der größten Gefahren für die menschliche

[1] Bezüglich Köllikers vgl. die Studie von Professor Stölzle, A. v. Köllikers Stellung zur Deszendenzlehre, Münster i. W. 1901 (Natur und Offenbarung 1901). Über die Grundlagen der Eimerschen Orthogenesis vgl. Wasmann, Die Entstehung der Arten nach Eimer (Natur und Offenbarung 1889, 44 ff).

[2] Vgl. Jahrbücher f. wissenschaftliche Botanik 1902, 518 ff.

[3] S. dessen Vorträge über Deszendenztheorie, Jena 1902.

[4] S. unsere Bemerkungen hierüber oben im Kapitel 6, S. 141.

Gesellschaft bildet; denn indem sie den „Kampf ums Dasein" und das zufällige Überleben des „Passendsten" als die einzigen Gesetze der Naturordnung proklamiert, erhebt sie dieselben Faktoren auch zu den einzigen Gesetzen der menschlichen Gesellschaftsordnung. Der Haeckelismus ist daher die Stütze des Anarchismus und der Sozialdemokratie, wie uns Bebel einst im Deutschen Reichstage bestätigt hat[1].

Drittens. Hiermit sind wir bei der dritten Bedeutung des Wortes Darwinismus angelangt, bei der Anwendung der darwinistischen Selektionstheorie auf den Menschen[2]. Wenn der Mensch wirklich nichts weiter ist als eine höhere Bestie, für die kein Gott, keine unsterbliche Seele und keine Vergeltung im Jenseits existiert, dann ist die menschliche Gesellschaft dem Anarchismus rettungslos ausgeliefert. Die Anarchisten der Tat sind dann die einzigen vernünftigen Menschen. Eine solche Lehre im Namen der „Wissenschaft" zu vertreten, ist mehr als Humbug[3]; es ist ein schwerer Frevel an den höchsten Gütern der Menschheit. Der Teilnahme an diesem Frevel machen sich jene populärwissenschaftlichen Zeitschriften schuldig, welche in leichtfertiger Weise die Anwendung des Darwinismus auf den Menschen ihren Lesern als Ergebnis der Wissenschaft vorspiegeln. Selbst Männer wie Rudolf Virchow, die nicht auf dem Standpunkte der christlichen Weltauffassung stehen, haben sich veranlaßt gesehen, gegen jenen Unfug energisch zu protestieren.

2. Der Gegenstand der Entwicklungstheorie als naturwissenschaftlicher Theorie.

Doch es ist Zeit, daß wir endlich zum eigentlichen Thema unserer Untersuchung übergehen: Was haben wir von der Entwicklungstheorie an sich zu halten? Sind die systematischen „Arten" der heutigen Lebewesen von jeher so gewesen, wie sie gegenwärtig sich uns darstellen, oder

[1] In seiner bekannten Reichstagsrede vom 16. September 1876. Bebel weist daselbst den von Haeckel geleugneten geistigen Zusammenhang zwischen der Sozialdemokratie und dem Darwinismus nach, indem er sagt: „Meine Herren, nach meiner Auffassung hat Herr Professor Haeckel, der entschiedene Vertreter der Darwinschen Theorie, tatsächlich, weil er die Gesellschaftswissenschaft nicht versteht, keine Ahnung davon, daß der Darwinismus notwendig dem Sozialismus förderlich ist, und umgekehrt der Sozialismus mit dem Darwinismus im Einklang sein muß, wenn seine Ziele richtige sein sollen." Vgl. auch die kleine Schrift: Darwinismus und Sozialdemokratie, oder Haeckel und der Umsturz, Berlin 1895.

[2] Nähere Ausführungen hierüber s. im 10. Kapitel dieses Buches.

[3] Zur wissenschaftlichen Kritik der darwinistischen Abstammung des Menschen vgl. besonders die oben (S. 171) zitierten Werke von Hamann und Ranke; ferner J. Bumüller, Mensch oder Affe? Ravensburg 1900; C. Gutberlet, Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwicklung[2], Paderborn 1903.

sind sie großenteils stammesverwandt, teils untereinander teils mit ausgestorbenen, fossilen Arten früherer Erdperioden? Sind sie das Resultat einer historischen Entwicklung der organischen Welt, oder sind sie in ihrem heutigen Zustande ursprünglich geschaffen?

Um diese wichtige Frage völlig objektiv und mit kaltem Blute behandeln zu können, ist es vor allem nötig, daß wir völlig absehen von dem Mißbrauche, der mit der Entwicklungstheorie getrieben worden ist zu den oben geschilderten Zwecken eines atheistischen Materialismus. Es ist eine bedauernswerte Tatsache, daß dieser Mißbrauch vorgekommen ist. Der Haeckelismus, der ihn so recht eigentlich verkörpert, ist keineswegs ein Ruhmesblatt in dem Lorbeerkranze der modernen Wissenschaft. Nichts hat das Ansehen der Deszendenztheorie — wie man die Entwicklungslehre in wissenschaftlichen Kreisen nennt — so sehr geschädigt als der Umstand, daß sie von einer atheistisch-materialistischen Partei zum Sturmbock gegen die christliche Weltanschauung mißbraucht worden ist; nichts hat sie so sehr auf das Niveau der Gemeinheit herabgezogen und ihren wissenschaftlichen Charakter so sehr bis zur Unkenntlichkeit entstellt als eben jener Mißbrauch. Er ist hauptsächlich daran schuld, daß man in christlich gesinnten Kreisen der Deszendenztheorie mit so großem Mißtrauen entgegenkam. Weil man den antichristlichen Charakter, der ihr durch jenen Mißbrauch äußerlich aufgeprägt worden war, mit dem Wesen der Entwicklungstheorie verwechselte, deshalb glaubte man sich ablehnend gegen sie verhalten zu müssen. Wir wollen also einen dicken Strich durch jenen Mißbrauch machen und die Entwicklungslehre als dasjenige betrachten, was sie ihrer Natur nach ist: als eine naturwissenschaftliche Theorie, die wir ruhig annehmen oder ablehnen dürfen je nach ihrem eigenen inneren Werte.

Es handelt sich also hier — nochmals sei es gesagt — nur um die Entwicklungslehre als naturwissenschaftliche Theorie, welche, von den Tatsachen der organischen Welt ausgehend, für dieselben die beste und ungezwungenste natürliche Erklärung auf dem Wege des streng logischen Denkens aufsucht. Es handelt sich dagegen nicht um jene Pseudo-Deszendenztheorie[1], welche, von aprioristischen Erwägungen einer falschen

[1] Diese Pseudo-Deszendenztheorie mit der wissenschaftlichen Entwicklungstheorie zu identifizieren, ist das angelegentlichste Bestreben der Vertreter des Haeckelismus. Ein Beispiel hierfür bietet der von H. E. Ziegler auf der 73. Versammlung deutscher Naturforscher zu Hamburg am 26. September 1901 gehaltene Vortrag: „Über den derzeitigen Stand der Deszendenzlehre in der Zoologie", Jena 1902. Derselbe ist ein Seitenstück zu dem von Haeckel 1898 in Cambridge gehaltenen Vortrage: „Über unsere gegenwärtige Kenntnis vom Ursprunge des Menschen", Bonn 1899. Haeckels Einfluß auf die Anschauungen Zieglers ist in dem Hamburger Vortrage des letzteren nur allzu deutlich erkennbar (vgl. z. B. S. 18 19 24 28 43 usw.). Auf eine Kritik desselben näher einzugehen, halte ich deshalb für überflüssig.

Philosophie ausgehend, als obersten Grundsatz aufstellt: „Wir dürfen keinen persönlichen Schöpfer annehmen, und deshalb muß alles, was existiert, auf rein mechanischem Wege sich entwickelt haben." Ebenso falsch wie dieses Grundprinzip sind selbstverständlich auch die einzelnen sog. Postulate, die jene Pseudo-Deszendenztheorie im Namen der Wissenschaft aufzustellen beliebt. Diesen Postulaten dürfen und müssen wir im Namen der wahren Wissenschaft ein entschiedenes Veto entgegensetzen; denn das Beweisverfahren dieser Deszendenztheorie ist das gerade Gegenteil von einem wirklich wissenschaftlichen Beweisverfahren.

Anders haben wir uns jedoch der Frage gegenüber zu verhalten, was von der Entwicklungslehre als naturwissenschaftlicher Theorie zu halten ist. Auf die Beantwortung dieser Frage können wir ruhig und ohne Bedenken uns einlassen, weil wir zur Lösung derselben nicht jene falschen materialistischen Postulate, sondern die wirklichen Tatsachen, die Werke Gottes in der Natur, zum Ausgangspunkt nehmen.

Wozu sollten wir auch so furchtsam sein, der Wahrheit kühn ins Angesicht zu sehen? Wissen wir ja mit felsenfester Sicherheit, daß zwischen Wahrheit und Wahrheit nie und nimmer ein Widerspruch bestehen kann. Daher wird auch die Anerkennung dessen, was in der Entwicklungstheorie wirklich wahr ist, uns zur Verherrlichung der höchsten, der ewigen Wahrheit gereichen[1].

Suchen wir also ebenso aufrichtig wie vorsichtig die Frage zu beantworten: Welchen wissenschaftlichen Wert besitzt die moderne Entwicklungstheorie? Was vermag sie uns zu erklären? Inwieweit haben wir sie nötig für das wissenschaftliche Verständnis der uns umgebenden organischen Welt?

Vermag uns die Deszendenztheorie vielleicht Aufschluß zu geben über das erste woher der organischen Wesen, über den ersten Ursprung des Lebens auf unserem Erdball?

Nein, das vermag sie nicht; denn sie ist eine naturwissenschaftliche Theorie; auf die Frage, woher das Leben auf unserer Erde stammt, vermag uns aber die Naturwissenschaft keine Antwort zu geben. Sie kennt nur die Tatsachen und die aus denselben abzuleitenden Gesetze. Diese Gesetze wissen aber, wir mögen sie noch so aufmerksam miteinander vergleichen und noch so geschickt miteinander kombinieren, gar nichts von einer Urzeugung, d. h. von einer spontanen Entwicklung lebender Wesen aus dem unbelebten Stoffe; im Gegenteil, die moderne Biologie steht in schroffem Gegensatze zur Annahme einer Urzeugung[2]. Wenn somit ein moderner

---

[1] Vgl. hierüber auch J. Knabenbauer S. J., Glaube und Deszendenztheorie (Stimmen aus Maria-Laach XIII [1877] 71 ff).

[2] Vgl. das 7. Kapitel dieses Buches: „Zelle und Urzeugung".

Naturforscher — zwar nicht als Naturforscher, sondern als monistischer „Philosoph" — auf die Naturwissenschaft sich beruft zum Beweise dafür, daß die Annahme der Urzeugung „ein Postulat der Wissenschaft sei", so verwickelt er sich in einen offenbaren Widerspruch. Was die biologische Wissenschaft tatsächlich kennt, ist nichts als eine ununterbrochene Reihenfolge lebender Wesen, lebender Zellen, lebender Zellkerne, die in dem dreifachen Gesetze: omne vivum ex vivo, omnis cellula ex cellula, omnis nucleus ex nucleo ihren wahrheitsgetreuen Ausdruck findet. Diese Gesetze muß daher der Naturforscher notwendig zu Grunde legen, wenn er die erste Entstehung des Lebens auf Erden untersuchen will; aber sie versagen ihm hier den Dienst: sie führen ihn ewig im Kreise herum, ohne ihm jemals den Anfang des rätselhaften Ringes zu zeigen. Will er als Philosoph über die Entstehung des Lebens weiter nachdenken, so muß er zum Schlusse kommen, daß nur eine außerweltliche Ursache die ersten Lebewesen aus der Materie hervorgebracht haben könne; das haben wir in dem vorigen Abschnitte über die Urzeugung S. 156 ff näher gezeigt. Will der Naturforscher jedoch diesen Schluß nicht ziehen, will er sich mit dem begnügen, was die Naturwissenschaft als solche ihm bietet, so muß er einfach sagen: Wir wissen nichts über die erste Entstehung des Lebens. Diesen empirischen Standpunkt nehmen denn auch tatsächlich viele heutige Naturforscher ein. Ein Beispiel hierfür bietet die Antrittsrede Brancos, die er bei seiner Aufnahme in die Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin hielt[1].

Was haben wir also von der Entwicklungstheorie zu halten? Sie kann jedenfalls keinen Anspruch darauf erheben, die erste Entstehung des organischen Lebens auf Erden zu erklären; sie muß dieselbe bereits als gegebene Tatsache hinnehmen. Damit nimmt sie aber auch die Existenz der organischen Entwicklungsgesetze als Tatsache hin. Wie jede philosophische Untersuchung zur notwendigen Grundlage die Grundprinzipien des Denkens hat; wie kein menschlicher Geist über irgend ein philosophisches Problem nachdenken kann, wenn er nicht bereits voraussetzt, daß sein Verstand die Wahrheit zu erkennen vermöge, daß alles einen hinreichenden Grund haben müsse, und daß zwei kontradiktorische Sätze nicht zu gleicher Zeit wahr sein können: so vermag kein Naturforscher entwicklungstheoretische Betrachtungen anzustellen, wenn er nicht bereits die Existenz der organischen Entwicklungsgesetze als Tatsache voraussetzt. Will er nicht annehmen, daß wesentlich dieselben Gesetze der organischen Formbildung, welche heute das Werden der lebenden Wesen beherrschen, von Anfang an maßgebend gewesen seien, so fehlt ihm der Schlüssel für jegliche

[1] Vgl. die Sitzungsberichte derselben 1900, 679—696.

stammesgeschichtliche (phylogenetische) Forschung; sobald er sich von jenem Grundprinzip zu emanzipieren sucht, werden seine wissenschaftlichen Untersuchungen zu leeren Luftgebilden, die in den Tatsachen keinen Rückhalt finden.

Welches ist also das wirkliche Gebiet der Deszendenzlehre, insoweit sie naturwissenschaftlich begründet ist? Ihre Aufgabe ist es und kann es nur sein, die Reihenfolge festzustellen, in welcher die organischen Formen auf Erden auftraten, und dadurch die Stammesverwandtschaft der Organismen untereinander klarzulegen; ferner hat sie die Ursachen zu erforschen, welche den stufenweisen Veränderungen der organischen Formen zu Grunde lagen. Die Aufgabe der Deszendenztheorie ist, mit andern Worten, **die tatsächliche und ursächliche Erforschung der organischen Formenreihen**, an deren Spitze die „Arten" der Gegenwart als oberste Verzweigungen eines oder vieler hypothetischer Stammbäume stehen.

3. Die Entwicklungstheorie im Lichte der kopernikanischen Weltanschauung.

Aber warum nehmen wir denn nicht lieber an, die „Arten" der Organismenwelt seien von jeher so gewesen, wie sie heute sind? Wozu brauchen wir überhaupt eine „Entwicklungslehre"? Dies müssen wir unsern Lesern einigermaßen erklären, bevor wir auf die moderne Abstammungstheorie näher eingehen.

Das kopernikanische Weltsystem zeigt uns die Erde nur als ein Atom im Weltenall, als einen von vielen Planeten eines großen Zentralgestirns, das wir Sonne nennen. Und diese Sonne ist nicht die einzige im Weltenraum. Sie hat Tausende und aber Tausende von Schwestern, deren viele noch weit größer sind als sie. All die unzähligen Fixsterne des nächtlichen Himmels sind ebensoviele Sonnen, die jedoch nicht regellos im Weltenraume zerstreut sind, sondern ein einziges riesiges Bewegungsganzes, das kosmische System, bilden. Dieses Weltsystem ist jedoch in seinen einzelnen Komponenten keine unveränderliche mathematische Formel. Die Astronomie zeigt uns die verschiedenen Gestirne in verschiedenen Entwicklungszuständen vom gasförmigen Nebel bis zum glutflüssigen Sonnenball und bis zum erkalteten Planeten, der nur noch in fremdem Lichte erstrahlt. Hier findet die Kant-Laplacesche Kosmogonie ihren Anknüpfungspunkt; sie sucht aus einem einheitlichen Gesetze das Werden des ganzen Kosmos zu erklären[1].

[1] Vgl. J. Epping S. J., Der Kreislauf im Kosmos, Freiburg 1882 (Ergänzungshefte zu den Stimmen aus Maria-Laach, Hft 18); ferner besonders das vortreffliche Buch von K. Braun S. J., Kosmogonie², Münster 1895 (eine dritte Auflage ist in Vorbereitung).

Indem sie die Gesetze zu Grunde legt, welche *heute* die Bewegungen und die Zustandsveränderungen der Himmelskörper beherrschen, will sie erforschen, wie unser Sonnensystem und das gesamte kosmische System zu ihrer gegenwärtigen Gestalt gelangt sind. Sie wird dabei zur Annahme eines ursprünglichen ungeheuern Gasballs geführt, in welchem durch allmähliche Abkühlung und Verdichtung eine Rotationsbewegung entstand, die zur Ablösung einzelner Ringe vom ursprünglichen Zentrum und dadurch zur Bildung der Sonnensysteme führte. Nach denselben kosmischen Gesetzen lösten sich weiterhin von jeder Sonne ihre Planeten ab, um das Zentralgestirn in bestimmten Bahnen zu umkreisen. Und einer dieser Planeten ist unsere Erde.

Es gibt heute wohl nur noch wenige Verteidiger der alten Anschauung, daß die Sonne, die Erde, der Mond und die einzelnen Planeten und Fixsterne des Weltenraumes in ihrer *gegenwärtigen* Gestalt fertig geschaffen worden seien. Schon dem hl. *Augustinus* schien es eine großartigere und der Allmacht und Weisheit des unendlichen Schöpfers würdigere Auffassung zu sein, daß Gott in einem einzigen Schöpfungsakte die Urmaterie schuf und dann aus den Gesetzen, die er in das Wesen der Materie niedergelegt, *den ganzen Kosmos selbsttätig sich entwickeln ließ. Gott greift dort nicht unmittelbar in die Naturordnung ein, wo er durch natürliche Ursachen wirken kann*; das ist ein Fundamentalsatz der christlichen Naturerklärung, den bereits der große Theologe *Suarez*[1] aufstellte und den auch der hl. *Thomas* von *Aquin*[2] schon früher klar genug andeutete, indem er die Größe der Macht Gottes gerade darin erblickt, daß seine Vorsehung in der Natur nicht *unmittelbar*, sondern durch Vermittlung geschöpflicher Ursachen ihre Ziele verwirklicht.

Liegt es da nicht sehr nahe, daß wir dasselbe Prinzip der selbsttätigen Entwicklung auch auf die lebenden Wesen anzuwenden suchen, die unsere Erde bevölkern? Denn mit der geologischen Geschichte unserer Erde geht ja eine Geschichte der Organismen Hand in Hand, welche sie seit dem ersten Auftreten des organischen Lebens bewohnten. Wie wir in der geologischen Aufeinanderfolge der Erdschichten die Wirkung natürlicher Kräfte sehen müssen, welche die Gestaltung der Erdoberfläche beeinflußten, so müssen wir auch *in den fossilen Tieren und Pflanzen die uralten Reste von Organismen sehen, die in der betreffenden Epoche*

[1] De opere sex dierum lib. 2, cap. 10, n. 12. Weitere Belege dafür, daß diese Anschauung auch den hll. Augustinus, Thomas, Bonaventura usw. keineswegs fremd war, s. bei P. *Knabenbauer*, Glaube und Deszendenztheorie (Stimmen aus Maria-Laach XIII [1877] 75 ff). Vgl. ferner T. *Pesch*, Philosophia naturalis II² 241 ff, und Die großen Welträtsel II² 349 ff.

[2] Summa c. gent. l. 3 c. 77.

wirklich gelebt haben[1]. Nun lehrt uns aber die Versteinerungskunde (Paläontologie), daß die heutigen Arten der Tiere und Pflanzen nicht von jeher bestanden: sie zeigt uns eine zeitliche Aufeinanderfolge verschiedener organischer Formen in den verschiedenen geologischen Zeiträumen, und zwar eine Aufeinanderfolge, bei der die später erscheinenden Tier- und Pflanzenarten jenen der Gegenwart immer ähnlicher werden; eine Aufeinanderfolge, welche zudem in nicht wenigen Fällen — z. B. bei den ausgestorbenen Verwandten unserer Pferdefamilie — aufwärts steigende Entwicklungsreihen[2] andeutet, als deren letzte Ausläufer die betreffenden Arten der Gegenwart erscheinen[3].

Wir stehen daher jetzt vor der kritischen Frage: Beruht jene allmähliche oder stufenweise Annäherung der fossilen Faunen und Floren an jene der Gegenwart auf einem bloßen Nacheinander von Formen, welche denen der Gegenwart immer ähnlicher waren, oder handelt es sich um eine wirkliche Entwicklung, um ein genetisches Entstehen verschiedener systematischer Arten auseinander? Sind jene Entwicklungsreihen,

[1] Die Anschauung, daß die Fossilien als solche ursprünglich geschaffen worden seien und nur lusus naturae darstellen, ist ebenso unhaltbar wie die Meinung anderer, sämtliche Fossilien stammten von der Sintflut her. Die erstere Theorie steht in prinzipiellem Widerspruch mit den Grundgesetzen einer denkenden Naturforschung, also auch mit der wahren Naturphilosophie; sie führt notwendig zum Okkasionalismus und ist gleichbedeutend mit der Verzichtleistung auf eine natürliche Erklärung der paläontologischen Tatsachen. Letztere Theorie möchte sich wohl gern mit der Geologie und Paläontologie friedlich abfinden, gibt sich aber der offenbaren Täuschung hin, sämtliche fossilienführende Erdschichten, deren Gesamtmächtigkeit über 20000 m beträgt, durch das Diluvium erklären zu können.

[2] Der hypothetische Stammbaum der Equiden bildet übrigens keine einfache Entwicklungsreihe, sondern eine mehrfach verzweigte, deren Ausgestaltung schon seit dem unteren Eocän in Europa und Nordamerika getrennt erfolgte. Vgl. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (München und Leipzig 1895) 871.

[3] Es handelt sich hierbei jedoch nicht um Entwicklungsreihen im Sinne der darwinistischen Transmutationstheorie, d. h. nicht um Reihen von ganz winzigen, allmählichen Übergängen; letztere bilden, wenn sie überhaupt vorkommen, nur eine Ausnahme gegenüber den stufenförmigen oder sprungweisen Übergangsreihen. Hilgendorfs berühmte *Planorbis*-Reihe hat sich nicht als eine aufsteigende Varietätenreihe bestätigt, sondern nur als ein ringförmiger Variationszyklus, der für die Stammesentwicklung sich nicht verwerten läßt (vgl. K. Miller, Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns, in den Jahresheften für vaterländische Naturkunde in Württemberg 1900, 385—406 u. Taf. VII). Der von L. Döderlein (Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie IV [1902], 2. Hft, 408) neuerdings aufgestellte Satz, daß bei vollständiger Kenntnis einer Tiergruppe sämtliche Formen sich lückenlos aneinanderreihen müßten, ist kein Ergebnis der Tatsachen, sondern nur ein theoretisches Postulat der darwinistischen Entwicklungstheorie.

die uns von fossilen „Vorfahren" zu den heute lebenden Arten führen, bloß scheinbare? Sind sie dadurch entstanden, daß am Schluß der einzelnen geologischen Formationen und Formationsgruppen eine große Katastrophe eintrat, die sämtliche Lebewesen vernichtete, welche dann mittels „Neuschöpfung" im Beginne der nächsten Periode durch ähnliche, aber meist etwas höher organisierte Vertreter ersetzt wurden? Oder sind jene Entwicklungsreihen wirkliche natürliche Entwicklungsreihen, die auf einem genealogischen Zusammenhang zwischen den Organismen verschiedener Erdepochen beruhen?

Die Antwort kann kaum mehr zweifelhaft sein. Die Katastrophentheorie Cuviers ist in der Geologie aufgegeben, weil sie, wenigstens in ihrer ausschließlichen Allgemeinheit, mit den Tatsachen nicht übereinstimmt; infolgedessen mußte sie auch in der Paläontologie aufgegeben werden. An die Stelle der periodisch sich wiederholenden „Neuschöpfungen" trat daher die Annahme einer natürlichen Entwicklung der organischen Formen, in folgerichtiger Anwendung des Grundsatzes: Gott greift dort nicht unmittelbar in die Naturordnung ein, wo er durch natürliche Ursachen wirken kann. So stellt sich uns also die Entwicklungslehre, vorurteilsfrei betrachtet, als die letzte Konsequenz der kopernikanischen Weltanschauung dar, die wohl heute niemand mehr als „unchristlich" bezeichnen wird.

Nur einige wenige Beispiele seien hier zur Erläuterung eingefügt. Wenn wir die Brachiopodengattung *Lingula* schon in den silurischen und devonischen Schichten häufig auftreten und durch die verschiedenen geologischen Epochen sich in verschiedenen Arten hindurchziehen sehen bis in die Gegenwart, so müssen wir ohne Zweifel sagen: die *Lingula*-Arten des Alluviums sind wirklich stammesverwandt mit denen des Silurs, sie sind abgeänderte Nachkommen derselben. Und wenn wir bereits in den ältesten fossilienführenden Schichten unserer Erde, im Kambrium, Vertreter der Familie der Nautiloideen finden, die in verschiedenen Gattungen und Arten sich bis in die Gegenwart fortsetzt, so werden wir ebenfalls sagen müssen: die heute noch lebenden vier *Nautilus*-Arten sind abgeänderte Nachkommen von Mitgliedern derselben Familie aus früheren Erdperioden. Und wenn wir unsere heutigen Gespenstheuschrecken (Phasmiden) mit jenen der Steinkohlenzeit vergleichen, so werden wir gezwungen sein, ihnen nicht bloß eine ideelle, sondern eine durchaus reelle Verwandtschaft mit den karbonischen Gattungen *Protophasma* und *Titanophasma* zuzuschreiben. Und wenn wir neben die Ameisen und Ameisenkäfer (Paussiden) des tertiären baltischen Bernsteins die Ameisen und die Paussiden der Gegenwart halten, so werden wir letztere nicht für Neuschöpfungen, sondern für wirkliche Abkömmlinge der betreffenden tertiären Formen erklären,

obwohl sie von den letzteren teils spezifisch teils sogar generisch verschieden sind. Ein anderes wissenschaftliches Denkverfahren scheint uns hier kaum möglich.

Und wenn wir die fossilen Termiten untereinander und mit denjenigen der Gegenwart vergleichen, so werden wir nicht daran zweifeln, daß sie sämtlich einen einzigen natürlichen Stamm bilden, der von der mesozoischen Formationsgruppe an durch die kenozoische sich hindurchzieht bis in die alluviale Gegenwart. Die ausgestorbene fossile Gattung *Clathrotermes* aus dem schwarzen Jura (Lias) stellt einen natürlichen Stamm dar mit den in derselben Periode vertretenen fossilen Arten der Gattung *Calotermes*, von welcher zahlreiche Arten, die jedoch von den liassischen verschieden sind, heute noch leben. Bezüglich der viel mannigfaltigeren fossilen Termiten der Tertiärzeit, welche bereits einen großen Teil der heute noch lebenden Gattungen zugleich mit einer ausgestorbenen *(Parotermes)* umschließen, werden wir ebensowenig in Zweifel ziehen, daß sie nach rückwärts mit den Termiten des Lias und nach vorwärts mit denjenigen der Gegenwart genetisch zusammenhängen, wenn auch ihre Arten sowohl von den mesozoischen wie von den heutigen verschieden sind. Und wenn wir gegenwärtig noch in Australien die sonderbare Termitengattung *Mastotermes* lebend vorfinden, deren Flügelgeäder nach meiner Ansicht eine unverkennbare Verwandtschaft mit jenem der paläozoischen Blattinen (Urschaben) der Steinkohlenzeit verrät, so werden wir zu der Hypothese berechtigt sein, daß wir in *Mastotermes* den letzten lebenden Ausläufer der ursprünglichsten und altertümlichsten Termitenform zu sehen haben, die als „Kollektivtypus“ [1] die Adersysteme der später völlig getrennten Blattinen und Termiten in sich vereinigte. Ist doch gerade Australien reich an altertümlichen Formen, welche in andern Erdteilen teils nur noch in spärlichen lebenden Resten, teils nur als Fossilien früherer Erdperioden vorkommen [2].

Nach diesen Beispielen, welche zur Genüge zeigen dürften, daß die Annahme einer wirklichen Stammesverwandtschaft von heute lebenden Tier-

---

[1] Als „Kollektivtypen“ bezeichnet man jene Formen, welche die Merkmale verschiedener systematischer Gruppen in sich vereinigen, z. B. *Peripatus* unter den Gliederfüßern, der durch seine niedrige Organisationsstufe an die Ringelwürmer sich anschließt. Zahlreiche Kollektivtypen finden sich namentlich unter den als *Palaeodictyoptera* von Skudder zusammengefaßten paläozoischen Insekten.

[2] Zum Belege hierfür sei an die Monotremen und die Beutler unter den Säugetieren erinnert, sowie an die Gattung *Arthropterus* in der Käferfamilie der Paussiden. Sogar bezüglich der Menschenrassen scheint Australien den altertümlichsten Typus bewahrt zu haben, indem, wie Macnamara kürzlich gezeigt hat, die Schädelbildung der heutigen Australier und Tasmanier mit derjenigen des fossilen Neandertalmenschen sehr nahe übereinstimmt. Wir werden auf Macnamaras Studie im 10. Kapitel nochmals zurückkommen.

formen mit ausgestorbenen Arten der Vorwelt sich schwerlich umgehen läßt, wollen wir zu unsern orientierenden Gedanken über die Entwicklungslehre zurückkehren.

Durch den Mißbrauch, den der Monismus namentlich unter Haeckels Führung mit der Entwicklungstheorie trieb, indem er sie zu einer Waffe gegen den verhaßten Theismus benutzte, hat sich vielfach in konservativ gesinnten Kreisen die Ansicht gebildet, als ob die Idee der Evolution eine durch und durch atheistische, dem Christentum schnurstracks zuwiderlaufende Erfindung sei. Wir haben soeben gezeigt, daß diese Auffassung eine irrtümliche und in sich selber keineswegs begründete ist. Wollen wir die moderne Deszendenztheorie, insofern sie dem Atheismus dienstbar geworden ist, erfolgreich bekämpfen, so müssen wir zwischen dem Wahren und dem Falschen, das sie enthält, sorgfältig unterscheiden. Dann wird es uns ohne Schwierigkeit gelingen, dem Gegner die Waffen zu entwinden und ihn sogar mit demselben Schwert zu schlagen, mit dem er uns bereits besiegt zu haben träumte. Lassen wir uns aber durch die schlaue Taktik unserer monistischen Gegner dazu verleiten, eine völlig ablehnende Haltung gegen jede Entwicklung einzunehmen, so machen wir ihnen damit das größte Vergnügen und erleichtern ihnen den Sieg. Wir geraten dann in dieselbe verfehlte Stellung, welche einst die Verteidiger des ptolemäischen Systems gegenüber der kopernikanischen Weltanschauung einnahmen. Sie mußten sich in der Defensive halten und sich darauf beschränken, diesen oder jenen tatsächlichen Beweis ihrer Widersacher als nicht hinreichend stichhaltig zu entkräften. Eine solche Stellung ist aber in einem geistigen Kampfe auf die Dauer unhaltbar; sie führt notwendig durch eine Reihe von Rückzugsmanövern in immer schwächere Positionen und schließlich zu einer entscheidenden Niederlage. Soll die christliche Weltauffassung gegenüber den Angriffen des naturphilosophischen Monismus von diesem Lose nicht ereilt werden, so muß sie zur kühnen Offensive sich entschließen; sie muß sich des feindlichen Arsenals bemächtigen, indem sie dasjenige, was die Entwicklungstheorie Richtiges enthält, unbedenklich anerkennt und dann die Waffen des Gegners gegen ihn selber kehrt.

Vorsicht ist bei diesem Vorangehen allerdings immer geboten. Nicht alles, was von manchen Vertretern der Deszendenztheorie für „tatsächlich begründet“ ausgegeben wird, ist es auch in Wirklichkeit. Ich erinnere nur an den famosen Stammbaum des Menschen nach Haeckel, von dem ein Kritiker treffend bemerkte, derselbe sei ebenso glaubwürdig wie die Stammbäume der homerischen Helden. Wir müssen daher genau zusehen, wie weit wir in philosophischer und in naturwissenschaftlicher Beziehung auf die Ideen der Entwicklungslehre eingehen dürfen. Von „Konzessionen“ kann dabei keine Rede sein. Eine Konzession an den Irrtum macht man nur dann,

wenn man aus Schwäche oder Feigheit etwas Unrichtiges als richtig oder etwas Halbwahres als ganz wahr anerkennt; dagegen ist es keine „Konzession", wenn man dem Irrtum die Waffen entreißt, deren er sich im Kampfe gegen die Wahrheit bedient.

4. Philosophische und naturwissenschaftliche Grenzmarken der Entwicklungstheorie.

1. Was haben wir also in philosophischer Beziehung von der Deszendenztheorie zu halten? Vorhin wurde bereits dargelegt, daß die Annahme einer Entwicklung der organischen Arten nur eine folgerichtige Konsequenz aus der kosmischen und der geologischen Entwicklung sei. Von philosophischer Seite könnte man nur dann ein begründetes Veto gegen die Deszendenztheorie einlegen, wenn sich aus rein philosophischen Gründen nachweisen ließe, daß die heutigen „Arten" absolut unveränderlich seien, und daß daher eine Entwicklung derselben aus älteren Stammformen unmöglich war. Einen derartigen Nachweis kann aber die Philosophie nicht erbringen, weil der Gegenstand sich ihrem Wissensbereich entzieht. Die Entscheidung darüber, ob die systematischen Arten völlig konstante Größen seien oder nicht, muß sie der Naturwissenschaft überlassen; wie diese Entscheidung lautet, haben wir oben bereits angedeutet und werden es später noch eingehender beleuchten.

Das philosophische Grundprinzip der Entwicklungstheorie, das mit der christlichen Weltauffassung vollkommen übereinstimmt, lautet: Wir dürfen dort kein unmittelbares Eingreifen des Schöpfers herbeiziehen, wo wir die Tatsachen durch natürliche Entwicklung zu erklären vermögen. Bei der Anwendung dieses Grundsatzes müssen wir jedoch sorgfältig unterscheiden zwischen dem philosophischen und dem naturwissenschaftlichen Standpunkte. Sehr vieles ist an und für sich möglich, ja sogar a priori ziemlich wahrscheinlich, und doch ist es noch nicht naturwissenschaftlich bewiesen. Die Grenzen, welche die Philosophie für die entwicklungstheoretischen Annahmen uns zieht, sind viel weitere als diejenigen, welche die Naturforschung uns im einzelnen vorzeichnet. Erstere sind ferner unverrückbar, von unumstößlicher Festigkeit; letztere dagegen verschieben sich fortwährend mit den Fortschritten unseres positiven Wissens. Wir müssen daher sorgfältig unterscheiden zwischen den philosophischen und den naturwissenschaftlichen Grenzmarken der Entwicklungstheorie; und bei ersteren müssen wir abermals unterscheiden zwischen rein philosophischen Fragen und zwischen solchen von gemischter Natur.

Betrachten wir zuerst die philosophischen Grenzmarken. Die Philosophie hat gewissermaßen nur die höchsten und die tiefsten Normen für

die Entwicklungstheorie zu bieten; die Ausführung derselben im einzelnen ist Aufgabe der Naturwissenschaft. Als höchste und erste Norm, als einen Grenzstein von absolut unverrückbarer Festigkeit, stellt aber die Philosophie den Satz auf, daß die hypothetische Stammesentwicklung der organischen Arten eine hinreichende erste Ursache gehabt haben müsse. Dieser Satz enthält wiederum zwei Postulate, ein rein philosophisches und ein philosophisch-naturwissenschaftliches. Das erstere lautet: Wir müssen für die Existenz des ganzen Kosmos und seiner Entwicklungsgesetze einen persönlichen, allweisen und allmächtigen Schöpfer als erste außerweltliche Ursache annehmen. Das letztere dagegen besagt: Wir müssen noch eine besondere (mittelbare oder unmittelbare) Einwirkung des Schöpfers auf die Materie annehmen, um die Entstehung der ersten Organismen erklären zu können. Es handelt sich hierbei jedoch nicht um eine „Schöpfung" im eigentlichen Sinne wie bei dem ersteren Postulate, sondern nur um eine Hervorbringung der Urorganismen aus der schon bestehenden anorganischen Materie, welche bereits am Anfang der kosmogonischen Entwicklung durch einen eigentlichen Schöpfungsakt entstanden war. Die Schöpfung der ersten Lebewesen erfolgte somit durch eine eductio formarum e potentia materiae, wie die Scholastik sich ausdrückte. Ohne dieses Postulat kommen wir nun einmal als denkende Menschen nicht aus; alle Anstrengungen des Monismus, sich an demselben vorbeizudrücken, sind vergebens. Wir bezeichneten dieses Postulat soeben als ein gemischtes, nicht als rein philosophisches wie die Schöpfung der Urmaterie; denn naturwissenschaftliche Gründe sind es ja, welche uns die wesentliche Verschiedenheit des belebten und unbelebten Stoffes beweisen und den unlösbaren Widerspruch zeigen, der zwischen den biologischen Gesetzen und der Annahme einer „Urzeugung" besteht[1].

Wie die ersten Organismen entstanden sind, das vermag uns weder die Philosophie noch die Naturwissenschaft näher anzugeben; denn dafür fehlen jegliche Anhaltspunkte in den Beobachtungstatsachen. Ebensowenig weiß uns die Philosophie zu sagen, wie viele Urorganismen hervorgebracht wurden, und ob dieselben untereinander wesentlich verschieden waren oder nicht. Eine nicht unwichtige Einschränkung scheint jedoch hier geboten. Da das sensitive Leben eine höhere Seinsstufe darstellt als das vegetative, liegt der Schluß nahe, daß ersteres sich nicht von selber aus dem letzteren entwickelt haben könne. Wir müssen daher für die erste Hervorbringung der organischen Formen sehr wahrscheinlich eine Differenzierung derselben in Pflanzen und Tiere annehmen. Dieses Postulat ist jedoch von sehr

[1] Vgl. hierüber das 7. Kapitel, S. 156 ff.

gemischter philosophisch-naturwissenschaftlicher Beschaffenheit und keineswegs von unverrückbarer Festigkeit. Denn wenn uns die Beobachtungstatsachen auch einerseits den großen Unterschied zeigen, der zwischen dem vegetativ-sensitiven Leben der höheren Tiere und dem bloß vegetativen Leben der höheren Pflanzen obwaltet, so zeigt sie uns doch anderseits auch eine Menge einzelliger Organismen, welche von den Zoologen unter die niedern Tiere, von den Botanikern dagegen unter die niedern Pflanzen gerechnet werden[1]; bei ihnen läßt sich eben nicht mehr unterscheiden, ob sich die Reizbarkeit des Protoplasmas, welche eine allgemeine Eigenschaft sämtlicher lebenden Zellen ist, bis zur eigentlichen „Sensibilität" erhebt oder nicht[2]. Hierzu kommen noch die mannigfaltigen Reizbewegungen höherer Pflanzen, für welche eine rein vegetative Deutung oft sehr schwierig ist[3]. Wir dürfen somit die ursprüngliche Verschiedenheit der tierischen und pflanzlichen Organismen wohl nicht als ein unverrückbares philosophisches Postulat bezeichnen; die Entwicklung der gesamten organischen Welt aus einer einzigen Urzelle gehört daher nicht in den Bereich der Unmöglichkeit.

Wie viele Formen von Pflanzen und Tieren anfänglich hervorgebracht wurden, ob diese Hervorbringung sich nur einmal und an einem Orte vollzog oder mehrmals und an vielen Orten, darüber vermag uns die Philosophie keine Auskunft zu geben. Auch die Naturwissenschaft bietet uns hierfür einstweilen nur sehr dürftige Anhaltspunkte, auf welche wir unten zurückkommen werden; bleiben wir jedoch einstweilen noch bei der Philosophie.

Sie vermag also nicht zu entscheiden, ob die Entwicklung der Tierwelt einerseits und der Pflanzenwelt anderseits von je einer Stammform aus erfolgte, also eine einstammige (monophyletische) war, oder ob sie gleichzeitig oder nacheinander von mehreren oder vielen untereinander unabhängigen Stammformen aus vor sich ging und somit eine vielstammige

[1] Vgl. hierüber v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik I (1901) 16 f.

[2] Unsere Begriffe von „Pflanze" und „Tier" sind eben nur von den höheren Organismen abstrahiert, bei denen jene Unterscheidung klar zu Tage tritt. Daher stößt ihre Anwendung auf einzellige Wesen selbstverständlich auf große Schwierigkeiten.

[3] Vgl. Haberlandt, Die Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, Leipzig 1900. Ferner Fr. Noll, Das Sinnesleben der Pflanzen, Frankfurt a. M. 1896; F. N. Schrammen, Kritische Analyse von G. Th. Fechners Werk: Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen (Verhandl. Naturhist. Vereins Bonn LX [1903] 133—199). Wenn Schrammen S. 198 glaubt, den Pflanzen ein „Sinnesleben" zuschreiben zu sollen, aber kein „Seelenleben", so ist das nur daraus begreiflich, daß er unter „Sinnesleben" eine bloße Empfänglichkeit für mechanische und andere Reize versteht, die nicht zur Empfindung gelangen.

(polyphyletische) war. Sie vermag uns ferner keine nähere Aufklärung zu geben über die treibenden Ursachen der Stammesentwicklung. Daraus, daß, wie die Naturwissenschaft uns zeigt, in der Gegenwart die tiefsten Normen für jedes organische Werden stets innere Entwicklungsgesetze[1] sind, vermag jedoch die Philosophie den berechtigten Schluß zu ziehen, daß auch die Stammesentwicklung der Organismen im wesentlichen und ihrer Hauptsache nach aus inneren Entwicklungsursachen erfolgt sein müsse. Sämtliche äußere Entwicklungsursachen sind einfachhin gegenstandslos ohne die Voraussetzung einer entsprechenden inneren Entwicklungsfähigkeit im Organismus selber; diese Fähigkeit muß aber in letzter Instanz bereits vom Schöpfer in die Natur der Stammtypen gelegt worden sein. Daher ist die Philosophie auch zu dem ferneren Schlusse berechtigt, daß jene Deszendenztheorien, welche auf die äußeren Entwicklungsursachen das Hauptgewicht legen, während sie die inneren vernachlässigen, als philosophisch ungenügend zu betrachten seien. So weit kann und muß die Philosophie mit ihrem Urteile gehen; aber welches die inneren Entwicklungsursachen sind und wie dieselben mit den äußeren Entwicklungsfaktoren zusammenwirken, darüber vermag uns die Philosophie an sich nichts Näheres zu berichten; sie vermag ihre diesbezüglichen Kenntnisse nur aus der Naturwissenschaft zu entlehnen.

Die Philosophie gibt uns somit keine Auskunft darüber, ob eine Stammesentwicklung der organischen Arten wirklich stattgefunden habe oder nicht; sie sagt uns nicht, wie groß die Zahl der ursprünglichen Stammformen gewesen sein dürfte; sie unterrichtet uns ebensowenig darüber, nach welchen Gesetzen und in welcher Reihenfolge die hypothetische Stammesentwicklung der Organismen stattfand. Alles dies wird sie daher, wenn sie klug ist, der Naturwissenschaft zur Entscheidung überlassen. Aber eines vermag sie uns noch zu sagen, und dieses eine ist von großer Wichtigkeit. Wie ohne eine außerweltliche erste Ursache eine Existenz der Materie und ihrer Entwicklungsgesetze unmöglich war, wie ohne dieselbe außerweltliche erste Ursache eine Entstehung der Organismen aus der anorganischen Materie undenkbar wäre und folgerichtig auch eine Stammesentwicklung der organischen Welt in den Bereich der Unmöglichkeit gehörte, ebenso müssen wir auch für die Entstehung des Menschen ein Eingreifen des Schöpfers annehmen, und zwar einen wirklichen Schöpfungsakt für die menschliche Seele; denn diese als geistiges Wesen kann selbst durch Gottes Allmacht nicht aus der Materie hervorgebracht werden wie die Wesensformen der Pflanzen und

[1] Einige Andeutungen über die wahrscheinlichen materiellen Träger dieser Entwicklungsgesetze wurden im 6. Kapitel, S. 144 ff, gegeben.

Tiere[1]. Die tatsächliche Kluft zwischen dem menschlichen Geist und der Materie, wie sie aus der äußeren und inneren Erfahrung sich ergibt, vermag keine Entwicklungstheorie zu überbrücken. Sie ist viel größer als die Kluft zwischen der anorganischen Materie und dem organisierten Stoffe, viel größer als die Kluft zwischen dem vegetativen und dem sensitiven Leben: sie ist eine Kluft von unüberbrückbarer Weite, weil eben Geist und Materie diametral entgegengesetzte Eigenschaften haben. Der moderne Monismus hat diese alte Wahrheit zwar längst vergessen und sucht die wesentliche Verschiedenheit von Geist und Stoff nach Kräften zu vertuschen; aber es gelingt ihm nicht, weder in der menschlichen Gehirnphysiologie noch in der vergleichenden Psychologie des Menschen und der Tiere: zwischen der Bewegung der Gehirnatome und dem Denken, zwischen dem Instinkt der Tiere und der Intelligenz des Menschen gähnt immer noch die alte, unübersteigliche Kluft[2]. Es ist verlorene Mühe, wenn die Herren Materialisten noch immer Steine auf Steine herbeischleppen und in den Schlund hinabrollen; wie Sandkörner verschwinden sie in einer bodenlosen Tiefe, und die Kluft bleibt gerade so weit, wie sie vorher war.

---

[1] Gegen diesen Satz wendet sich Professor L. Plate im Biolog. Zentralblatt 1903, S. 602, A. 1, indem er in demselben eine „sonderbare Logik“ findet und hinzufügt: „Daß Gott allmächtig und trotzdem in seiner Wirkungssphäre beschränkt sei, ist eine contradictio in adiecto.“ Hat denn der Herr Kollege noch gar nichts davon gehört, daß es auch Dinge gibt, die deshalb nicht Gegenstand der göttlichen Allmacht sein können, weil sie einen inneren Widerspruch einschließen? Oder glaubt er vielleicht, Gottes Allmacht könne bewirken, daß 2 × 2 = 5 sei statt = 4? Dann hat er allerdings einen größeren Begriff von der göttlichen Allmacht als sämtliche Theologen zusammen. — Have, pia anima!

[2] Einen ganz klassischen Versuch, diese Kluft zu überbrücken, hat H. E. Ziegler in seinem oben erwähnten Vortrage „Über den derzeitigen Stand der Deszendenzlehre in der Zoologie“ gemacht. Er schreibt auf S. 28: „Wenn der Hirsch mit dem Reh verwandt sein kann, trotzdem der Hirsch das große Geweih hat und das Reh das kleine, so kann auch der Mensch mit den Tieren verwandt sein, trotzdem der Mensch den großen Verstand hat und das Tier den kleinen.“ Dieser tiefsinnige Satz verdient, mit goldenen Lettern in die Annalen der vergleichenden Psychologie eingetragen zu werden, damit auch kommende Geschlechter sich an ihm noch erfreuen. Man könnte fast glauben, derselbe sei zur Zeit eines Stangenwechsels geschrieben worden, als das alte Verstandesgeweih bereits abgeworfen war und das neue noch auf sich warten ließ. — Kürzlich hat H. E. Ziegler eine neue Abhandlung „Über den Begriff des Instinktes“ veröffentlicht (Zoolog. Jahrbücher, Supplementband VII [1904] 700—726), deren historischer Teil reich an Oberflächlichkeiten und tendenziösen Entstellungen ist. Der Verfasser — obwohl Universitätsprofessor — scheint emsig darauf bedacht gewesen zu sein, den in der christlichen Philosophie üblichen Begriff des Instinktes zu verdrehen, um ihn dadurch leichter „widerlegen“ zu können. Man vergleiche hierzu unsere Definition des Instinktes in der Schrift „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ [2] (1900) 19 ff.

So sind denn auch tatsächlich alle Versuche, jene Kluft durch die „Intelligenz" der Affen oder der Ameisen oder irgendwelcher anderer Tiere zu überbrücken, ebenso kläglich gescheitert wie die auf dem gegenüberliegenden Ufer gemachten Anstrengungen, das geistige Niveau der rohesten Wilden möglichst tief herabzudrücken; es will eben kein Brückenbau zu stande kommen, und es wird keiner zu stande kommen. Die wesentliche Verschiedenheit des menschlichen Geisteslebens vom tierischen Sinnesleben, und die Unmöglichkeit, durch „natürliche Entwicklung" irgend einen angeblichen tierischen Vorfahren des Menschen zum ersten *Homo sapiens* zu machen, ist eben eine Tatsache, die man nicht aus der Welt räumen kann[1]. Daher ist es ein wirkliches „Postulat der Wissenschaft", für den menschlichen Geist einen Schöpfungsakt anzunehmen. Hiermit werden keineswegs „die Naturgesetze durchbrochen"; denn da ein Geist nicht aus der Materie entstehen kann, ist es auch selbstverständlich, daß für ihn die Entstehung durch Schöpfung die einzig natürliche Entstehungsweise ist.

2. Hiermit wären wir mit den philosophischen Grenzmarken unserer Untersuchung fertig und gehen nun zu den naturwissenschaftlichen über; aber auch hier müssen wir eine philosophische Einleitung vorausschicken.

Die Entwicklungslehre ist eine naturwissenschaftliche Hypothese und in ihrer weiteren Ausbildung eine naturwissenschaftliche Theorie. Unter „Hypothese" versteht man einen Satz, der sich weder durch Beobachtung noch durch Experiment unmittelbar bewahrheiten läßt, der jedoch als wahrscheinliche Schlußfolgerung aus den Tatsachen sich ergibt, weil er eine befriedigende Erklärung derselben zu bieten vermag. Die Hypothesen oder „Annahmen" sind in der Naturwissenschaft unentbehrlich; ohne sie gibt es auf diesem Gebiete überhaupt keine Wissenschaft, die eine scientia rerum ex causis ist, sondern nur einen krassen Empirismus, der sich mit den Beobachtungstatsachen begnügt, ohne über das Wie und das Warum derselben nachzudenken. Da die unmittelbare Erkenntnis der uns umgebenden Naturdinge uns stets nur die äußere Schale derselben zeigt, so ist unser Geist gezwungen, zu Hypothesen seine Zuflucht zu nehmen, um wenigstens einigermaßen in das Getriebe der Naturgesetze eindringen zu können. Wenn sich ihm für ein und dieselbe Erscheinung oder für eine bestimmte Gruppe von Erscheinungen verschiedene Erklärungsweisen bieten, so wird er sie genau vergleichen und prüfen, welche derselben den sämtlichen diesbezüglichen Tatsachen am besten gerecht werde. Diese ist dann die wahrscheinlichste Hypothese, die der Naturforscher annehmen muß, bis sich ihm eine bessere bietet.

[1] Vgl. hierüber unsere beiden Schriften: Instinkt und Intelligenz im Tierreich[2] (1899) und Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere[2] (1900).

Indem nun eine Hypothese von verschiedenen Seiten her übereinstimmende Wahrscheinlichkeitsmomente gewinnt und dadurch zu einem einheitlichen wissenschaftlichen Gebäude sich ausbildet, wird sie aus einer Hypothese zu einer Theorie. Es liegt in der Natur der Sache, daß man für eine naturwissenschaftliche Hypothese, ja selbst für eine Theorie, niemals einen solchen Grad der Gewißheit verlangen kann wie für eine mathematische Formel. Von einer metaphysischen (mathematischen) Gewißheit kann bei ihr niemals die Rede sein, von einer physischen Gewißheit nur selten; meist kann sie nur einen niedern oder höheren Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Die kopernikanische Theorie bietet jedoch ein Beispiel dafür, wie eine Hypothese, die anfangs nur ein bescheidenes Maß von Wahrscheinlichkeit besaß, schließlich zum Rang einer Theorie sich erheben kann, die eine so hohe physische Gewißheit besitzt, daß heutzutage kein gebildeter Mensch mehr an ihrer Richtigkeit zweifelt. Es wäre daher eine unbillige Forderung, wollte man für die wissenschaftliche Existenzberechtigung einer Hypothese von Anfang an verlangen, daß sich für dieselbe zwingende Beweise erbringen lassen. Eine solche Forderung wäre fast gerade so unsinnig, wie wenn jemand vor dem Genuß einer jeden Speise erst ein chemisches Gutachten darüber erlangen wollte, daß sie kein Gift enthalte.

Wenden wir nun diese Prinzipien auf die Entwicklungstheorie an. Von seiten ihrer Verteidiger ward und wird nicht selten durch Überschätzung und Übertreibung der Beweiskraft ihrer Gründe ebensosehr gesündigt, wie von seiten ihrer Gegner durch Mißachtung der sich häufenden Wahrscheinlichkeitsgründe, die für jene Theorie sprechen.

In Bezug auf die Natur und die Entstehung der organischen Arten haben wir nur die Wahl zwischen zwei einander entgegengesetzten Theorien, deren jede aus einer Gruppe von zusammengehörigen Hypothesen besteht. Die eine jener Theorien, die Konstanztheorie, vertritt die absolute Konstanz der systematischen Arten. Sie ist der Ansicht, die Arten seien vollkommen unveränderlich, und hält es deshalb für unmöglich, daß dieselben untereinander „stammesverwandt" sein, und daß die Arten der Gegenwart aus andern, ausgestorbenen Arten hervorgegangen sein können. Sie nimmt deshalb für alle verschiedenen systematischen Arten, deren Zahl in der Gegenwart wir auf mindestens achthunderttausend schätzen dürfen, ebensoviele besondere „Schöpfungsakte" an; da aber in den verschiedenen geologischen Epochen gewöhnlich verschiedene Arten aufeinander folgen, die am Beginn der betreffenden Periode erscheinen und am Ende derselben wieder verschwinden, wäre nach dieser Theorie eine fortwährende Wiederholung der organischen Schöpfungsakte während der geologischen Entwicklung unserer Erde anzunehmen.

Aber, so wird vielleicht jemand fragen, warum geben wir denn der Konstanztheorie eine so extreme Fassung? Warum sagen wir nicht lieber, sie fordere bloß eine relative Unveränderlichkeit der Arten, keine absolute? Einfach deshalb, weil die Annahme einer bloß relativen Konstanz der Arten auch die Anerkennung einer relativen Veränderlichkeit derselben in sich schließt. Eine Konstanztheorie, welche die systematischen Arten für „relativ veränderlich" erklärt, hält dieselben entweder für veränderlich bloß innerhalb der Artgrenzen oder auch über dieselben hinaus. In ersterem Falle behauptet sie in Wirklichkeit die absolute Konstanz der Artgrenzen und beschränkt die Veränderlichkeit bloß auf die Rassenmerkmale innerhalb der Art; im zweiten Falle dagegen hört sie bereits auf, eine „Konstanztheorie" zu sein, indem sie das Prinzip der Entwicklungstheorie annimmt, welche die systematischen Arten für stammesverwandt hält.

Als zweite Alternative bleibt also wirklich nur die Entwicklungstheorie übrig. Sie vertritt eine Entwicklung der organischen Arten aus Stammformen früherer Erdepochen.

Nach ihrer Annahme besitzen die „Arten" nur eine relative Konstanz für eine bestimmte geologische Periode; nach ihr wechseln auf Grund der paläontologischen Befunde kürzere Perioden der Umbildung mit längeren Perioden der Beharrlichkeit der organischen Formen [1]; gegenwärtig befinden wir uns in einer der letzteren Perioden, in einer Konstanzperiode, woraus sich die normale Beständigkeit unserer systematischen Arten erklärt. Da nun aber zwischen den Artmerkmalen und den Gattungsmerkmalen der Systematik nur ein relativer, kein fundamentaler Unterschied besteht, deshalb dehnt jene Theorie die Annahme einer natürlichen Entwicklung auch auf die Entstehung der Gattungen aus. Die Genera der Systematik sind für sie nur natürliche Artengruppen, deren Spezies untereinander näher verwandt sind als die Spezies anderer natürlicher Artengruppen, obwohl sie ursprünglich von ein und derselben Stammart sich abgezweigt haben können. Ebenso verfährt die Entwicklungstheorie auch mit den Familien und Ordnungen und — soweit es ihr auf Grund der Tatsachen möglich ist — auch mit den übrigen höheren Abteilungen des Tier- und des Pflanzenreiches. So weit die Theorie.

Welches sind nun die naturwissenschaftlichen Grenzmarken der Entwicklungstheorie? Inwieweit vermag sie heute schon auf Grund der Tatsachen die folgenden drei für die Philosophie unlösbaren Fragen zu

[1] Vgl. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (1895) 15. Übrigens hat schon Oswald Heer in seiner „Urwelt der Schweiz" [2] (1883), 18. Kap., auf diese Erscheinung hingewiesen.

beantworten: In welche Zeit fällt das erste Auftreten der Organismen? Haben wir eine einstammige oder eine vielstammige Entwicklung des Tier- und Pflanzenreiches anzunehmen? Durch welche innere und äußere Ursachen erfolgte die hypothetische Stammesentwicklung?

Über die Zeit des ersten Auftretens der Organismen auf unserer Erde wissen wir einstweilen sehr wenig. So viel ist von vornherein sicher, daß Lebewesen erst dann entstehen konnten, als die Erdrinde sich hinreichend abgekühlt und um sich herum eine Wasserhülle und eine Atmosphäre gebildet hatte. Die ältesten Organismen werden daher wahrscheinlich Wasserbewohner gewesen sein [1]. Der Zeitpunkt des ersten Erscheinens von Organismen fällt geologisch zusammen mit dem Ende der azoischen Formationsgruppe und mit dem Beginne der paläozoischen. Die Grenze zwischen diesen beiden Zeitaltern unseres Planeten muß jedoch wahrscheinlich weiter nach rückwärts verschoben werden, als man bisher glaubte. Früher hielt man bekanntlich die kambrische Formation für die älteste fossilienführende Schicht. Neuerdings wurden jedoch in Nordamerika, Britannien, Skandinavien, Böhmen usw. vorkambrische Fossilien entdeckt, so daß man jetzt das Präkambrium als die älteste Erdschicht anzusehen hat, die fossile Lebewesen umschließt [2]. Eine absolute Altersbestimmung dieser Schicht ist gegenwärtig noch vollkommen unmöglich; vielleicht liegen Jahrmillionen zwischen jener Zeit und heute.

Ob die Stammformen aller später lebenden Wesen, aller Kreise des Tier- und Pflanzenreichs, im Präkambrium schon vorhanden waren, wissen wir nicht. Wahrscheinlich war es nicht der Fall, wenigstens nicht für die Wirbeltiere, die, soweit bisher bekannt, erst im Silur auftreten, und für die Blütenpflanzen, die noch späteren, tertiären Ursprungs zu sein scheinen. Aber ob dieses Vorkommen der betreffenden Formenkreise wirklich ihr erstes war oder nicht, darüber können wir keine endgültige Auskunft geben. Daher vermögen wir auch vom naturwissenschaftlichen Standpunkt aus noch nicht im entferntesten zu entscheiden, ob die Stammtypen der hauptsächlichsten Kreise des Tier- und Pflanzenreiches gleichzeitig oder nacheinander hervorgebracht wurden, und in welche Epoche ihr erstes Erscheinen fällt.

Dies führt uns zur zweiten Frage: Haben wir eine einstammige (monophyletische) oder eine vielstammige (polyphyletische)

[1] Hiervon ist die Frage unabhängig, ob die ersten Schöpfungszentren an den Polen, d. h. an den Endpunkten der kürzesten Erdachse, oder umgekehrt an den Endpunkten der längsten Erdachse in der Äquatorialzone, an den sog. Schwingungspolen, gelegen waren. Über letztere Hypothese vgl. Simroth, Über das natürliche System der Erde (Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft 1902, 19—42).

[2] Vgl. hierüber Credner, Elemente der Geologie [9] (1902) 389—394.

Entwicklung der Tier- und der Pflanzenwelt anzunehmen? Dafür, daß beide organischen Reiche aus einer gemeinsamen Urzelle entsprungen sein sollen, haben wir auch keine Spur eines naturwissenschaftlichen Beweises. Allerdings geht heutzutage noch jedes mehrzellige Wesen in seiner individuellen Entwicklung von einem einzelligen Stadium aus, und unter den einzelligen Organismen finden wir heute noch viele, bei denen sich nicht entscheiden läßt, ob sie tierischer oder pflanzlicher Natur sind; aber daraus auf eine ehemalige Stammesentwicklung sämtlicher Organismen aus einer gemeinsamen Urzelle zu schließen, das ist nichts als eine kühne Spekulation. In ähnlicher sachlicher Unkenntnis befinden wir uns darüber, ob für das Pflanzenreich einerseits und für das Tierreich anderseits eine einstammige oder eine vielstammige Entwicklung anzunehmen sei. Wenigstens so viel ist sicher: für eine einstammige Phylogenese fehlt jeder tatsächliche Beweis!

Alle ehrlichen Entwicklungstheoretiker, welche den Tatsachen gebührend Rechnung tragen, gestehen zu, daß die Gründe für eine wirkliche Stammesverwandtschaft der betreffenden Formen um so spärlicher werden, um je höhere Abteilungen des Systems es sich handelt. Für die Arten einer Gattung haben sie vielfach eine sehr große, ja geradezu unabweisbare Wahrscheinlichkeit[1]; in nicht wenigen Fällen auch noch für die Gattungen einer Familie, manchmal auch noch für die Familien einer Ordnung, selten für die Ordnungen einer Klasse. Die naturwissenschaftlichen Beweismomente für die Abstammungstheorie werden also immer schwächer, je höher wir im System hinaufsteigen. Für die Hauptkreise des Tierreichs, deren Zahl von R. Hertwig in der neuesten Auflage seines „Lehrbuches der Zoologie" auf sieben, von C. Claus auf neun, von andern wiederum anders angegeben wird, sind die Beweise für eine gemeinschaftliche gegenseitige Stammesverwandtschaft so schwach, daß man sie nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis eher als Unwahrscheinlichkeit denn als Wahrscheinlichkeit bezeichnen muß[2]. Zum Belege hierfür braucht man nur die verschiedenen Hypothesen zu vergleichen, die beispielsweise über die Abstammung der

[1] Beispiele hierfür folgen im 9. Kapitel. Vgl. auch oben S. 182 ff.

[2] Vgl. hierüber auch O. Hamann, Entwicklungslehre und Darwinismus, Jena 1892. Dieses Buch, das von darwinistischer Seite vielfach totgeschwiegen oder heftig angegriffen wurde, enthält einen vortrefflichen Nachweis unseres obigen Satzes, indem Hamann die Stammesverwandtschaft der verschiedenen Typen des Tierreichs untereinander einer sorgfältigen kritischen Prüfung unterzieht. Auch das 1901 erschienene Buch von A. Fleischmann: „Die Deszendenztheorie", bietet eine Reihe von Beweisen für die Hinfälligkeit gewisser allgemeiner stammesgeschichtlicher Spekulationen. Wenn jedoch Fleischmann deshalb die Deszendenztheorie an sich in Bausch und Bogen verwirft, so können wir ihm hierin nicht beistimmen. Vgl. die Besprechung seines Buches in den Stimmen aus Maria-Laach LXII (1902), 1. Hft, 116 ff.

Wirbeltiere oder der Gliederfüßer von andern Kreisen des Tierreiches aufgestellt worden sind; da heißt es beinahe: Quot capita, tot sensus. Wo aber die Ansichten der Forscher über ein und dieselbe Frage so weit auseinandergehen, da können wir ruhig den Schluß ziehen: Wir wissen darüber nichts Zuverlässiges. Ähnlich verhält es sich auch mit den Hauptkreisen des Pflanzenreiches; R. v. Wettstein[1] glaubt daher einstweilen sieben voneinander unabhängige Stämme der Pflanzenwelt annehmen zu sollen.

Überhaupt mehren sich unter den neueren Zoologen und Botanikern immer mehr die Stimmen derjenigen, welche für eine vielstammige Entwicklung beider Reiche eintreten und in der monophyletischen Hypothese nur noch einen schönen, aber hoffnungslosen Jugendtraum der Deszendenztheorie erblicken; denn sowohl die vergleichende Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Organismen wie die paläontologischen Entdeckungen[2] lassen es immer aussichtsloser erscheinen, daß es jemals gelingen werde, auf naturwissenschaftlicher Grundlage eine einstammige Entwicklung der Tierwelt oder der Pflanzenwelt zu begründen. Ja es wird immer wahrscheinlicher, daß eine monophyletische Entwicklung gar nicht den Tatsachen entspricht.

Wie viele voneinander unabhängige Stämme oder Entwicklungsreihen wir im Tierreiche einerseits und im Pflanzenreiche anderseits anzunehmen haben, darüber können wir einstweilen noch von keinem ernsten Forscher eine sichere Auskunft erwarten. Der Grund hierfür liegt nicht bloß darin, daß die Antwort auf jene Frage großenteils von dem subjektiven Ermessen des einzelnen abhängt, sondern hauptsächlich in dem sehr einleuchtenden Umstande, daß eine endgültige Beantwortung derselben erst dann möglich sein wird, wenn wir sowohl die gegenwärtige wie die fossile Organismenwelt vollständig kennen. Von einer derartigen Kenntnis sind wir aber heute noch um viele tausend Meilen entfernt. Daher wissen wir auch nicht, wie viele „ursprüngliche Schöpfungsakte" der Lebewesen anzunehmen sind.

In welcher Form wir uns die hypothetischen Stammformen der einzelnen Entwicklungsreihen vorzustellen haben, ob als sehr einfache Urzellen (Wigand), deren innere Entwicklungsanlage jedoch bereits bestimmt

---

[1] Handbuch d. systemat. Botanik I (1901) 16.

[2] Vgl. hierüber den von E. Koken auf der 73. Versammlung deutscher Naturforscher zu Hamburg am 26. September 1901 gehaltenen Vortrag: Paläontologie und Deszendenzlehre. (Verhandl. I, Leizig 1902, 212—228.) Kokens Vortrag bildet durch seine Sachlichkeit einen wohltuenden Gegensatz zu dem in derselben Sitzung gehaltenen darwinistischen Tendenzvortrage von H. E. Ziegler „Über den derzeitigen Stand der Deszendenzlehre in der Zoologie", den wir bereits oben (S. 176 A. 1) hinlänglich gekennzeichnet haben.

war, oder als Phylembryonen (Stammeskeime, J. Reinke), oder als schon weiter differenzierte Stammformen, an denen auch die äußeren Merkmale der betreffenden Typen in Gestalt bestimmter morphologischer Baupläne bereits sichtbar waren, darüber wissen wir heute noch gar nichts. Ebensowenig vermögen wir Bestimmteres anzugeben über das gleichzeitige oder nacheinander erfolgte Auftreten jener Stammformen und über die spezielle Zeit des Erscheinens derselben.

Wir kommen nun zur dritten Frage: Was sagt uns die Naturwissenschaft von den inneren und äußeren Ursachen der hypothetischen Stammesentwicklung? Diese sind bisher noch viel weniger aufgeklärt. Wenn wir von jenen Theoretikern absehen, die sich in ihre spezielle Theorie — mag sie nun Selektionstheorie oder Orthogenesis heißen — einseitig verliebt haben und durch sie alles erklären zu können vermeinen, obwohl es im Grunde genommen recht wenig ist, was dabei wirklich „erklärt wird", so können wir ruhig sagen: Unsere Kenntnis von den eigentlichen Ursachen der Stammesentwicklung der organischen Arten befindet sich gegenwärtig noch in den ersten, bescheidenen Anfängen. Eines scheint jedoch heute schon ziemlich sicher zu sein: als Ursachen der Stammesentwicklung sind mannigfaltige innere und äußere Faktoren zu betrachten, deren Beteiligung und deren Zusammenwirken bei verschiedenen Entwicklungsreihen ein sehr verschiedenes sein kann [1]. Im allgemeinen müssen wir mit Nägeli zwischen Organisationsmerkmalen und Anpassungsmerkmalen in den organischen Arten unterscheiden. Erstere, welche die Organisationshöhe bedingen, sind jedenfalls an erster Stelle auf innere Entwicklungsursachen zurückzuführen, letztere dagegen zunächst auf die Einwirkung äußerer Ursachen. Die Betätigung beider Ursachenreihen ist jedoch stets als eine mehr oder minder gemischte aufzufassen, und die inneren Ursachen bilden stets die Grundlage für die Wirkungsweise der äußeren (der Einflüsse der Ernährung, der Temperatur, des Lichtes usw.) [2]. Diese Andeutungen mögen hier genügen.

Wir haben nun sowohl die philosophischen wie die naturwissenschaftlichen Grenzmarken der Entwicklungstheorie betrachtet, und wir glauben dabei gegen die Philosophie wie gegen die Naturwissenschaft mit gleicher unparteiischer Gerechtigkeit verfahren zu sein. Was die Entwicklungstheorie bisher geleistet hat, dürfen wir zwar nicht unterschätzen, aber auch ebensowenig überschätzen. Jahrhunderte werden vergehen, bevor es ihr gelingt, die Zahl der

[1] Einige zoologische Beispiele werden im 9. Kapitel folgen.

[2] Vgl. auch S. 144 u. 188; ferner R. v. Wettstein, Berichte der botan. Gesellschaft XVIII (1900) 184—200; Ed. Fischer, Die biologischen Arten der parasitischen Pilze und die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreich (Verhandl. d. Schweizer Naturforsch. Gesellschaft, 86. Jahresversammlung, Locarno, Sept. 1903).

Stammesreihen im Tierreich einerseits und im Pflanzenreich anderseits mit hinreichender Wahrscheinlichkeit festzustellen und die zu jeder Reihe gehörigen Formen in ihrem mannigfach verzweigten Verwandtschaftsverhältnis richtig zu ordnen. Und noch weitere Jahrhunderte werden vergehen, bis es der Wissenschaft glücken wird, jene Stammesreihen bis auf ihren Ursprung zu verfolgen und den Schleier der Stammformen selber zu lüften. Und abermals Jahrhunderte werden erforderlich sein, um die Ursachen befriedigend aufzuklären, welche die Entwicklung innerhalb der einzelnen Formenreihen geleitet haben. Sollen wir aber etwa deshalb sagen: Bevor wir die Entwicklungstheorie als wissenschaftlich berechtigt anerkennen, wollen wir ruhig abwarten, bis sie alles dieses wirklich geleistet hat? Das wäre ebenso kurzsichtig wie ungerecht. Im Gegenteil, wir können nur aufrichtig wünschen, daß möglichst viele ernste Forscher sich mit allem Eifer auf die Lösung der schwierigen Aufgaben verlegen, die sie noch zu lösen hat. Das wird der Philosophie nur Vorteile bringen, namentlich aber für die Entwicklungstheorie selber weit ehrenvoller sein, als wenn ihre Vertreter, wie Haeckel und seine Gesinnungsgenossen es tun, jene Theorie tendenziös popularisieren und zu einem Kampfesmittel gegen die christliche Weltauffassung mißbrauchen.

5. Systematische und natürliche Art.

Karl v. Linné, der als Hauptbegründer des heutigen Begriffs der systematischen Art anzusehen ist und der deshalb auch der Vater der Konstanztheorie genannt wurde, hat den Satz aufgestellt: Tot species numeramus, quot ab initio creavit infinitum ens — Wir zählen so viele systematische Arten, als es ursprünglich geschaffene Formen gibt.

Wie muß dieser Satz im Sinne der Entwicklungstheorie lauten? Nach ihr stellen die systematischen Arten der Gegenwart nicht die ursprünglich geschaffenen Formen dar, sondern das Resultat einer Entwicklung, welche die Arten der Gegenwart und der Vergangenheit zu natürlichen Formenreihen verbindet, deren Glieder unter sich stammesverwandt sind und deren jede auf eine ursprüngliche Stammform als auf ihren Ausgangspunkt zurückführt. Bezeichnen wir nun jede dieser selbständigen, mit andern nicht verwandten Formenreihen oder Stämme als eine natürliche Art[1], so können wir auch heute noch dem Satze Linnés beipflichten: Tot species numeramus,

[1] Einen ähnlichen Begriff der „natürlichen Art" hat auch bereits P. T. Pesch in seiner Philosophia naturalis II² 334 aufgestellt, um die für die Entwicklungstheorie sprechenden Tatsachen zu erklären. Er führt daselbst auch eine Reihe von Stellen aus den Schriften von Thomas v. Aquin und Suarez zu Gunsten jener Auffassung an.

quot ab initio creavit infinitum ens — Wir zählen so viele natürliche Arten, als es ursprünglich geschaffene verschiedene Stammformen gibt. Jede dieser natürlichen Arten hat sich im Laufe der Stammesentwicklung in eine mehr oder minder große Zahl von systematischen Arten differenziert. Wie viele systematische Arten zu einer natürlichen Art gehören, läßt sich in den meisten Fällen gegenwärtig noch nicht angeben. Noch viel weniger vermögen wir zu sagen, wie viele natürliche Arten, d. h. wie viele voneinander unabhängige Stammesreihen, anzunehmen sind; darüber wollen wir die phylogenetische Forschung der Zukunft entscheiden lassen, wenn es ihr jemals gelingen sollte, eine gesicherte Auskunft über diese Frage zu erlangen.

Die verschiedene Entwicklungsfähigkeit der Stammformen der verschiedenen natürlichen Arten beruht in erster Linie auf den in ihrer organischen Konstitution liegenden inneren Entwicklungsgesetzen, als deren hauptsächlichen Träger wir wahrscheinlich die Chromatinsubstanz der Keimzellen ansehen dürfen[1]. Aus der gesetzmäßigen Wechselwirkung dieser inneren Entwicklungsfaktoren mit den Einflüssen der Umgebung, wodurch mannigfache Anpassungen zu stande kamen, gingen die Stammesverzweigungen der einzelnen natürlichen Arten unter Mitwirkung der Kreuzung (Amphimixis) und der Naturauslese hervor.

Was soll uns denn aber die obige Unterscheidung zwischen systematischer und natürlicher Art nützen, wenn wir noch nicht zu erkennen vermögen, welche Formen tatsächlich eine natürliche Art bilden und wie viele solcher natürlichen Arten es gibt?

Hierauf ist folgendes zu erwidern: Erstens. In nicht wenigen Fällen sind wir heute schon im stande, den Formenkreis, der zu einer natürlichen Art gehört, einigermaßen anzugeben, wenn wir auch den ganzen Umfang desselben noch nicht sicher kennen.

So dürfen wir beispielsweise sämtliche Käferarten aus der Familie der Paussiden[2] von der Tertiärzeit bis zur Gegenwart zu einer natürlichen Art rechnen. Noch sicherer läßt sich die Zusammengehörigkeit sämtlicher Kurzflüglerarten aus der Gruppe der *Lomechusini* zu einer natürlichen Art dartun. Auch für die zahlreichen Gattungen und Arten der Ameisen vom ältesten Jura bis zur Gegenwart ist kaum zu bezweifeln, daß sie als Zweige einer einzigen natürlichen Art anzusehen sind. Dasselbe gilt auch

[1] Vgl. oben im 6. Kapitel S. 138 u. 144 f.

[2] Vgl. Stimmen aus Maria-Laach LIII (1897) 400 u. 520 ff: „Die Familie der Paussiden“; ferner: Neue Beiträge zur Kenntnis der Paussiden mit biologischen und phylogenetischen Bemerkungen (Notes from the Leyden Museum XXVI, 1904).

für die Familie der Termiten mit ihrem großen Reichtum an fossilen und lebenden Gattungen und Arten[1]. Sehr wahrscheinlich ist es ferner, daß sämtliche Pferdearten (Equiden) der Gegenwart mit ihren fossilen Vorfahren, die verschiedene systematische Gattungen umschließen, zu einer natürlichen Art zu vereinigen sind, obwohl wir noch nicht angeben können, wie weit die Grenze derselben nach rückwärts in die paläontologische Vorgeschichte auszudehnen ist. Unter den Weichtieren dürften die Ammoniten ein schönes Exempel bieten für eine an systematischen Familien, Gattungen und Arten ungemein reiche Formengruppe, welche vom Devon bis zur Kreidezeit durch eine lange Reihe geologischer Schichten als eine wenngleich mannigfaltig verzweigte, so doch einheitlich geschlossene Formenreihe sich hindurchzieht, deren Vertreter wir sämtlich zu einer natürlichen Art rechnen dürfen. Diese Beispiele, die sich noch durch viele andere vermehren ließen, dürften hier einstweilen genügen, um zu zeigen, daß die Unterscheidung zwischen systematischer und natürlicher Art keineswegs der tatsächlichen Grundlage entbehrt. Ja sie ist sogar praktisch notwendig für ein wirklich wissenschaftliches Verständnis der vergleichenden Morphologie und Biologie[2].

Zweitens. Von viel größerem Werte ist jene Unterscheidung jedoch in philosophischer Beziehung. Durch sie gewinnen wir eine feste philosophische Basis, auf welcher die Schöpfungstheorie mit der Deszendenztheorie sich friedlich vereinbaren kann. Daß diese Basis von hoher Bedeutung ist für die Verteidigung der christlichen Weltanschauung, wird jedem einleuchten. Es ist ja eine Lieblingstaktik unserer monistischen Gegner, daß sie ihre Angriffe gegen die Konstanztheorie richten, wenn sie die verhaßte Schöpfungstheorie bekämpfen wollen. Indem sie beide für identisch ausgeben, glauben sie durch den Sturz der Konstanztheorie auch die Schöpfungstheorie zu Fall zu bringen. Mit dieser eitlen Hoffnung unserer Gegner ist es aus, wenn wir die obige Unterscheidung festhalten. Wenn wir nur die natürlichen Arten in ihren ursprünglichen Stammformen als geschaffen annehmen, die Feststellung der Zahl und des Umfangs jener natürlichen Stammesreihen aber den Fortschritten der Naturwissenschaft zur Entscheidung überlassen, dann wird man die christliche Weltanschauung nicht mehr unter dem lächerlichen Vorwande bekämpfen können, daß sie die Konstanz der systematischen Arten als „Glaubenssatz" lehre. Was hat das mit der theistischen Weltauffassung zu tun, ob Hase und Kaninchen, Pferd und Esel stammesverwandt sind oder nicht? Die Annahme eines persönlichen Gottes, des Schöpfers aller

[1] Vgl. hierüber bereits oben S. 183.

[2] Weitere Belege hierfür aus unserem Spezialgebiete werden im nächsten Kapitel folgen.

endlichen Wesen, ist ebensowenig an die Konstanztheorie in der Zoologie und Botanik gekettet, als sie an das geozentrische System in der Astronomie gekettet war. Wenn die Deszendenztheorie sich bewahrheitet und an die Stelle der alten Konstanztheorie tritt, bleibt doch die Schöpfungstheorie und mit ihr die christliche Weltauffassung ebenso felsenfest begründet, wie sie vorher war. Ja die Weisheit und die Macht des Schöpfers zeigt sich in noch herrlicherem Lichte, indem sie auch die Ausgestaltung der organischen Welt nicht durch fortwährendes Eingreifen in die Naturordnung, sondern durch die in die Natur selber gelegten Gesetze verwirklicht.

So führt auch auf diesem Gebiete die wahre Wissenschaft schließlich zur tieferen Erkenntnis Gottes. Es ist ein leerer Wahn, wenn der moderne Atheismus in seinen verschiedenen Formen und Schattierungen glaubt, durch die Evolutionstheorie den Schöpfer aus der Welt hinausgeworfen zu haben; denn je mannigfaltiger und selbsttätiger sich die organische Welt durch die in ihr liegenden Gesetze entwickelt hat, desto größer muß die Weisheit und Macht des Gesetzgebers sein, der diese Welt geschaffen hat. Die darwinistische oder vielmehr haeckelistische Zufallstheorie, welche die Gesetzmäßigkeiten in der Natur aus einem ursprünglich gesetzlosen Chaos durch das bloße „Überleben des Passendsten" herleitet, kann man heute bereits als wissenschaftlich bankrott bezeichnen. Die monistische Weltauffassung aber, welche die erste Ursache der Weltordnung in ihr selber, nicht in einem von ihr substantiell verschiedenen, persönlichen Schöpfer finden will, ist ebenso unhaltbar wie jene materialistische Zufallstheorie; denn der sog. „Gott" des Monismus, der mit der Welt und allen ihren Einzeldingen wesentlich identisch ist, erweist sich, im Lichte der gesunden Vernunft betrachtet, als ein wahres Amalgam von unvereinbaren und unlösbaren Widersprüchen. Gott ist ja das vollkommenste Wesen, das von Ewigkeit her den Grund seines Seins in sich selber hat; ein Gott aber, der erst in der Welt und durch die Welt sein eigenes Sein entwickeln muß, ein solcher monistischer Gott wäre ein erbärmlich unvollkommenes und unselbständiges Wesen, da ja seine Wesenheit von der Existenz aller Mücken und Eintagsfliegen und aller andern Einzelwesen, in die er sich „entwickelt", abhängig wäre. Einen solchen Gottesbegriff zu erfinden und an die Stelle des theistischen Gottesbegriffes setzen zu wollen, das ist eine Leistung moderner Gedankenlosigkeit, nicht moderner Wissenschaft. Dagegen ist die Annahme eines persönlichen Gottes, der die Welt kraft der Fülle seines eigenen Seins aus nichts geschaffen, auch heute noch eine Forderung des gesunden Menschenverstandes und daher ein wahres Postulat der Wissenschaft. Obwohl in allen Geschöpfen gegenwärtig und in allen Geschöpfen wirkend, bleibt

Gottes Sein doch wesentlich verschieden von der Welt und wesentlich unabhängig von ihr, und strahlt von Ewigkeit her in derselben unveränderlichen Reinheit und Vollkommenheit. Vor diesem einzig wahren Gott des Christentums müssen alle die ephemeren Götzenbilder des modernen Monismus weichen.

Im folgenden Kapitel werden wir auf Grund der Tatsachen eine eingehendere Parallele zwischen der Entwicklungstheorie und der Konstanztheorie ziehen, eine Parallele, die, wie wir schon jetzt auf Grund dieser orientierenden „Gedanken zur Entwicklungslehre" ahnen können, zu Gunsten der ersteren ausfallen dürfte.

Neuntes Kapitel.

Konstanztheorie oder Deszendenztheorie?

(Hierzu Tafel II—IV.)

1. Die Gründe für die Beständigkeit der systematischen Arten 204. Die Arten bilden morphologische und biologische Einheiten. Widerlegung der Ansichten Plates über die unbegrenzte Variabilität der organischen Formen 205.

2. Einige direkte Beweise für die Entwicklungstheorie 208. Mutation und Kreuzung als artbildende Faktoren in der Pflanzenwelt. In der Tierwelt geben die durch künstliche Zuchtwahl erzeugten Rassen keinen Beweis für die Bildung neuer Arten in der Gegenwart 209.

3. Die Entwicklung der *Dinarda*-Formen 210. Die zweifarbigen *Dinarda*-„Arten" sind Anpassungsformen an verschiedene Wirtsameisen 211. Dieser Anpassungsprozeß ist heute noch nicht abgeschlossen. *Dinarda pygmaea* 213. Artenbildende Rassen von *Dinarda* 215. Ausdehnung dieser Ergebnisse auf die Stammesverwandtschaft von *Dinarda* mit *Chitosa* 216. Schlußfolgerungen 218.

4. Indirekte Beweise für die Entwicklungstheorie aus der vergleichenden Morphologie und Biologie der Ameisengäste und Termitengäste 219. Mannigfaltigkeit der Entwicklungsursachen 220. Paläontologische Gesichtspunkte für die Entwicklung der Ameisengäste und Termitengäste 221.

5. Die hypothetische Stammesentwicklung der *Lomechusa*-Gruppe 222. Die drei Gattungen der *Lomechusini* und ihre Wirtsameisen 222. Die *Lomechusini* sind stammesgeschichtlich als ein Züchtungsprodukt des Gastpflegeinstinktes von *Formica* aufzufassen; sekundäre Anpassungen an *Myrmica* und *Camponotus* 223. Trennung der Gattungen *Lomechusa, Atemeles* und *Xenodusa* durch Anpassung an drei verschiedene Gattungen von Wirtsameisen 225. Trennung der Arten innerhalb der Gattung *Atemeles* durch Anpassung an verschiedene Arten und Rassen der Gattung *Formica* 226. *Atemeles pratensoides* als Beispiel einer artbildenden Anpassung 226. Die mutmaßliche Stammform der *Lomechusini* und die Gesetze ihrer Entwicklung 228.

6. Die Gäste der Wanderameisen 231. Die zwischen verschiedenen Gattungen des Mimikrytypus bestehenden Ähnlichkeiten beruhen auf den analogen Anpassungsbedingungen 231. Erklärung dieser Erscheinungen durch die Konstanztheorie und die Entwicklungstheorie 232. Vergleich zwischen den Dorylinengästen des Mimikrytypus und des Trutztypus 234. Vergleich zwischen den *Eciton*-Gästen und den *Atta*-Gästen 235. Einiges über die Gesetze jener Entwicklung 236.

7. Die Verwandlung von Gästen der Wanderameisen in Termitengäste 238. Eine termitophile *Doryloxenus*-Art in Ostindien 238. Hypothetische Erklärung dieser Erscheinung 239. Bestätigung und Erweiterung jener Hypothese

durch die neuesten Entdeckungen 241. Die termitophilen *Doryloxenus, Discoxenus* und *Termitodiscus* als verschiedene Etappen einer stammesgeschichtlichen Entwicklung des Trutztypus der termitophilen Kurzflügler aus ursprünglichen Gästen von Wanderameisen 243.

8. Die Familie der Keulenkäfer (Clavigeriden) 245. Die Anpassungscharaktere derselben an das echte Gastverhältnis 245. Alle Unterschiede der Keulenkäfer von den Tasterkäfern erweisen sich als solche Anpassungscharaktere 246. Die Keulenkäfer sind somit stammesgeschichtlich von den Tasterkäfern abzuleiten 247.

9. Die hypothetische Stammesgeschichte der Fühlerkäfer (Paussiden) 248. Sie unterscheiden sich von den Laufkäfern durch lauter Anpassungscharaktere an die myrmekophile Lebensweise 249. Die vier Hauptgruppen der Paussidengattungen mit verschiedener Fühlergliederzahl 249. Die Gattung *Paussus* als ideale Krone der morphologischen und biologischen Entwicklung der Fühlerkäfer 250. Hat eine solche Entwicklung wirklich stattgefunden 251. Einige Einzelheiten jener hypothetischen Stammesgeschichte 252. Entwicklung eines ursprünglichen Stammes in vier selbständige Äste 253. War die Entwicklung der Paussiden einstammig oder zweistammig? 255. Ursachen der hypothetischen Stammesentwicklung. Innere Umbildungsfähigkeit der Stammtypen. Sprungweise und allmähliche Entwicklung 256. Äußere Umbildungsfaktoren. Die Anpassung an immer höhere Stufen des Gastverhältnisses als leitender Gedanke jener Entwicklung 257. Die Differenzierung der Fühlerformen innerhalb der Gattung *Paussus* 258. Biologische Bedeutung derselben 258. Die Naturzüchtung ist nicht im stande, die tatsächliche Mannigfaltigkeit jener Fühlerformen zu erklären 259. Innere Ursachen jener Mannigfaltigkeit 260. Äußere Ursachen in der Amikalselektion 261.

10. Die Zweiflüglerfamilie der *Termitoxeniidae* 262. Morphologische, biologische und entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten derselben 263. Deren Erklärung durch die Konstanztheorie und durch die Deszendenztheorie 264. Die *Termitoxeniidae* sind als ehemalige echte Zweiflügler zu betrachten, deren Körperbildung, individuelle Entwicklung und Fortpflanzungsweise durch Anpassung an die termitophile Lebensweise völlig umgestaltet wurde 264. Die Thorakalanhänge der *Termitoxeniidae* als Beweis für ihre Stammesentwicklung 266.

11. Schlußfolgerungen 269. Vergleich zwischen dem Erklärungswert der Konstanztheorie und der Deszendenztheorie 269. Nur letztere vermag das Zustandekommen der zweckmäßigen Anpassungen durch natürliche Ursachen zu erklären 270. Sie zeigt die Weisheit und Macht des Schöpfers in einem helleren Lichte als die Konstanztheorie 271.

Im vorigen Kapitel wurden einige Gedanken zur Entwicklungslehre geboten, welche den Unterschied zwischen dem Darwinismus und der Entwicklungstheorie überhaupt darlegten und zugleich die letztere von einigen allgemeineren Gesichtspunkten aus beleuchteten. Insbesondere wurde auf den Zusammenhang zwischen dem kopernikanischen Weltsystem und der Entwicklungslehre einerseits, und zwischen der letzteren und der Schöpfungstheorie anderseits aufmerksam gemacht. Jetzt wollen wir auf die sachliche Prüfung der Konstanztheorie und der Deszendenztheorie etwas näher eingehen. Wegen

des großen Umfangs des wissenschaftlichen Beweismaterials werden wir uns dabei hauptsächlich auf einige jener Beispiele beschränken, die aus unserem eigenen fachwissenschaftlichen Spezialgebiete entnommen sind und bei denen wir uns deshalb nicht auf fremde Autoritäten zu verlassen brauchen.

1. Die Gründe für die Beständigkeit der systematischen Arten.

Scheinbar spricht weitaus die größte Mehrzahl der Tatsachen der gesamten Zoologie und Botanik für die Konstanz der systematischen Arten. Die Konstanztheorie ist hierin ebenso günstig gestellt wie seinerzeit das ptolemäische System, welches ebenfalls weitaus die meisten Tatsachen unserer Sinneswahrnehmung für sich zu haben schien. Es dürfte noch heute schwer fallen, ein Bäuerlein davon zu überzeugen, daß die Sonne stillstehe und die Erde sich um sie herum bewege, weil eben der Augenschein gar so sehr dagegen ist, und die wissenschaftlichen Beweise dafür dem Verstande des Bäuerleins „zu hoch" sind. Vielleicht geht es gegenwärtig mit der Entwicklungstheorie ähnlich. Auch gegen sie sind scheinbar die meisten Erscheinungen der organischen Welt; man kann daher ohne eine genaue Kenntnis und eine sorgfältige Prüfung der für sie sprechenden naturwissenschaftlichen Indizienbeweise nur allzuleicht in Gefahr kommen, ein Bauernurteil über sie zu fällen.

Selbst die Anhänger der Entwicklungstheorie, welche auf die Tatsachen gebührende Rücksicht nehmen, gestehen mehr oder minder unumwunden zu, daß die systematische Art in der Gegenwart eine morphologische und eine biologische Einheit bilde. Eine morphologische Einheit stellt sie dadurch dar, daß sie eine Individuengruppe ist, deren Glieder unter sich in sog. „wesentlichen" Merkmalen übereinstimmen und von andern Individuengruppen sich konstant unterscheiden. Eine biologische Einheit stellt sie dadurch dar, daß diese Individuengruppe zugleich ein genetisches Ganzes bildet, indem sie durch erfahrungsgemäße kontinuierliche Generationsreihen regelmäßig denselben Formenzyklus in den Erscheinungen der Keimesentwicklung, der Metamorphose und des Generationswechsels wiederholt, und indem ferner bei den Formen mit geschlechtlicher Fortpflanzung ihre Angehörigen nur unter sich, nicht aber mit denjenigen anderer Arten sich vollkommen fruchtbar kreuzen [1]. Nur graue Theoretiker, denen es bei der Entwicklungslehre mehr um die Aufrechthaltung ihrer Theorie als um eine objektive Begründung derselben zu tun ist, können diese Tatsachen leugnen. Weitaus

[1] Dieses letztere Merkmal hat nur eine beschränkte Bedeutung; denn im Pflanzenreich ist die Mehrzahl der durch Kreuzung verschiedener Spezies erhaltenen Mischlinge noch fruchtbar. Vgl. J. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie (1901) 536—537.

die meisten systematischen Arten der gegenwärtigen Tier- und Pflanzenwelt — und ebenso auch die meisten fossilen Arten — stellen anerkanntermaßen wirkliche morphologische und biologische Einheiten dar; für die fossilen Formen kann die biologische Einheit der Art selbstverständlich nicht direkt nachgewiesen, sondern nur aus der morphologischen Einheit gefolgert werden. Die Organismenwelt der Gegenwart wie der Vergangenheit bildet somit keineswegs — wie die darwinistische Form der Deszendenztheorie mit ihren ganz allmählichen und unmerklich kleinen Variationen es verlangen würde — ein regelloses Chaos von minimalen Varietäten, welche der „Kampf ums Dasein" wegen ihrer durchschnittlichen biologischen Bedeutungslosigkeit nimmermehr in festbegrenzte Formengruppen anordnen konnte; sondern sie bildet vielmehr ein wohlgeordnetes System von Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen und Kreisen. Das weiter beweisen zu wollen, hieße Eulen nach Athen tragen; denn es ist eine jedem Kenner der Systematik geläufige Tatsache, die man als bekannt voraussetzen darf und muß. Jedes Lehrbuch der Zoologie wie der Botanik und der Paläontologie gibt darüber hinlänglichen Aufschluß.

Um so befremdlicher ist es, daß gewisse allzueifrige Deszendenztheoretiker selbst heute noch wagen, diese Tatsache kühn zu leugnen. Ein Beispiel hierfür bietet Prof. L. Plate[1], der jüngst in einer Kritik des Fleischmannschen Buches über die Deszendenztheorie im „Biologischen Zentralblatt" folgenden Satz niederschrieb: „Die Erfahrungen der Systematiker lehren mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß eine Art überhaupt nicht scharf zu umgrenzen ist, weil die Variabilität eine Fundamentalerscheinung der Organismen ist." Aber gerade das Gegenteil von jener Behauptung Plates entspricht dem wirklichen Sachverhalt. Wir dürfen ihr ohne Gefahr, widerlegt zu werden, den folgenden Satz entgegenstellen: „Die Erfahrungen der

[1] L. Plate, Ein moderner Gegner der Deszendenztheorie (Biolog. Zentralblatt XXI [1901], Nr 5 u. 6). Die zitierte Stelle findet sich S. 142. Wir halten es für kaum nötig, hier zu bemerken, daß wir mit Fleischmanns absolut ablehnender Haltung gegenüber der Deszendenztheorie nicht einverstanden sind. Es ist außerordentlich gütig von Herrn Plate, wenn er (S. 172) warnend bemerkt: „Die orthodoxe Philosophie und Theologie wird sich des Fleischmannschen Buches mit großer Freude bemächtigen und darin ein Zeichen sehen, daß die Schöpfungslehre wieder in ihr Recht eintritt." Plate verwechselt hier die Konstanztheorie mit der Schöpfungslehre. Wenn erstere auch aufgegeben wird, bleibt die letztere dennoch unentbehrlich, um die Entstehung der ersten Stammformen zu erklären. Die Schöpfungslehre ist und bleibt daher, wie wir am Schlusse unserer letzten Abhandlung gezeigt haben, die notwendige Voraussetzung für jede vernünftige Entwicklungstheorie. — Vgl. auch unsere Ausführungen gegen Plate im Biolog. Zentralblatt XXI (1901), Nr 22, 689 ff.

Systematiker lehren mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß die Arten gewöhnlich scharf zu umgrenzen sind, weil die Variabilität der organischen Formen sich meist nur innerhalb der Artgrenzen bewegt." Plate hat in seinem Eifer für die Deszendenztheorie, die er gegen Fleischmann verteidigen will, die tatsächliche Ausnahme zur Regel gemacht und die tatsächliche Regel zur Ausnahme. Es gibt allerdings auch sog. „schlechte Arten", welche durch Varietäten untereinander verknüpft sind. Aber eben deshalb nennt man sie „schechte Arten" im Gegensatz zu den „guten Arten", welche durch konstante Merkmale voneinander verschieden sind und keine Übergänge aufweisen.

Diese „schlechten Arten" sollte man überhaupt nicht mehr als Arten, sondern nur als Unterarten oder Rassen bezeichnen und den systematischen Artbegriff auf die scharf getrennten „guten Arten" beschränken. Deshalb unterscheiden denn auch beispielsweise sämtliche neuere Forscher, die mit der Systematik der Ameisen sich befassen, nach Forels Vorgang (1874) zwischen Arten, Unterarten (Rassen) und Varietäten. Nur auf diesem Wege gelingt es, eine den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechende systematische Gruppierung der Formen zu geben[1]. So umfaßt z. B. die über die ganze Welt verbreitete, sehr formenreiche Art *Camponotus maculatus* F. jetzt wohl ein halbes Hundert Unterarten und innerhalb dieser Unterarten wiederum über hundert Varietäten. In ähnlicher Weise haben Ganglbauer und Born das System der Laufkäfer, insbesondere in der Gattung *Carabus*, reformiert. Welch riesige Formenmannigfaltigkeit einige Arten dieser Gattung umschließen, zeigt eine neuere Arbeit von Paul Born[2] über *Carabus monilis*, in welcher er in jener Art 21 Unterarten, von denen viele früher als echte Arten galten, und in diesen Unterarten wieder zusammen über 50 Varietäten unterscheidet. Alles dies beweist jedoch gar nichts gegen die Existenz von „guten Arten" in der Tier- und Pflanzenwelt, bestätigt vielmehr nur ihr Vorhandensein; denn sonst gäbe es ja gar keine Verschiedenheit mehr zwischen „Arten" und „Unterarten". So wird es beispielsweise niemand einfallen, das Artrecht von *Myrmica rubra* L. und *rubida* Latr. unter den Ameisen, von *Carabus monilis* F. und *intricatus* L. unter den Laufkäfern, von *Dinarda dentata* Grav. und *clavigera* Fauv. unter den Kurzflüglern zu bezweifeln. Während es in manchen Tiergattungen (z. B. *Dinarda*) nur wenige Arten mit einer größeren Zahl von Rassen und Varietäten derselben gibt, finden wir wieder andere Gattungen

---

[1] Vgl. hierüber auch Aug. Forel, Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen (Zoolog. Jahrbücher, Suppl. VII [1904], 571—586).

[2] *Carabus monilis* F. und seine Formen (Insektenbörse XXI (1904), Nr 6—10).

(z. B. *Camponotus* und *Carabus*), welche eine große Zahl von Arten mit einer entsprechend großen Zahl von Unterarten und Varietäten umfassen, und endlich wieder andere Gattungen (z. B. die Rüsselkäfergattung *Rhynchites*)[1], welche eine beträchtliche Zahl von echten Arten umschließen, die keine Rassen und nur wenige, ganz unbedeutende Varietäten aufweisen.

Es war daher von Plate völlig verfehlt, die Existenz von scharf umgrenzten Arten überhaupt zu leugnen. Wir müssen es deshalb im Interesse der Sache bedauern, wenn man es unternimmt, auch heutzutage noch, wo doch der Rausch des Darwinismus in den Köpfen der meisten Naturforscher längst verflogen ist, die Deszendenztheorie mit so morschen Argumenten zu verteidigen, wie Plate es oben versucht hat. Damit macht man jener Theorie nicht neue Freunde, sondern nur neue Gegner, die sich derartiger Pseudobeweise, um Plates eigene Worte zu gebrauchen, „mit großer Freude bemächtigen und darin ein Zeichen sehen, daß die Schöpfungslehre wieder in ihr Recht eintritt".

Wollen wir also aus der Konstanz der organischen Arten, welche in der Gegenwart die gewöhnliche Regel bildet, vielleicht den Schluß ziehen, daß die Arten absolut unveränderlich seien, und daß daher auch keine Stammesentwicklung derselben stattgefunden haben könne? Dieser Schluß wäre übereilt; denn gesetzt den Fall, daß eine Entwicklung der Arten in früheren Erdepochen stattgefunden hätte, so könnte doch das Endergebnis derselben für die Alluvialperiode, in der wir gegenwärtig leben, trotzdem ganz dasselbe sein, wie wir es heute um uns sehen. Eine intelligente Eintagsfliege, die wegen der Kürze ihres Lebens nichts vom Wechsel der Jahreszeiten wüßte, und nur die Bäume in ihrer Blüte ein paar Stunden lang beobachtete, könnte ebenfalls auf den Einfall kommen, die sie umgebende Welt befinde sich in dem unveränderlichen Zustande eines ewigen Frühlings und sei bereits in dieser Verfassung ursprünglich erschaffen worden; und doch würde sie sich schwer täuschen. Hüten wir uns also vor einem solchen Eintagsfliegenschlusse. Die paläontologischen Befunde deuten uns zur Genüge an, daß auch in früheren Erdepochen längere Perioden der Konstanz mit kürzeren Perioden der Umbildung der organischen Formen abwechselten[2]. Wenn wir uns daher gegenwärtig in einer Periode der relativen Unveränderlichkeit der organischen Formen befinden, so werden wir uns vergebens nach tatsächlichen Umwandlungen der uns umgebenden Arten umsehen; aber daraus folgt noch nichts gegen die Deszendenztheorie.

---

[1] Vgl. Wasmann, Der Trichterwickler, 1884. Anhang über die Biologie und Systematik der *Rhynchites*-Arten und ihrer Verwandten.

[2] Vgl. hierüber K. v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie[1] 15; ferner bereits O. Heer, Urwald der Schweiz, 18. Kap.

Immerhin bieten auch die Erscheinungen der Gegenwart manche Anhaltspunkte, aus denen wir teils direkt teils indirekt auf eine Entwicklung der organischen Formen schließen dürfen. Die direkten Beweise, die allerdings nur sehr spärlich sind und sein können, wollen wir zuerst betrachten.

2. Einige direkte Beweise für die Entwicklungstheorie.

Hugo de Vries[1] hat kürzlich nachgewiesen, daß auch heutzutage noch manche Pflanzen in einer Periode der Stammesentwicklung sich befinden, in welcher sie neue Formen hervorbringen, die sich ebenso scharf begrenzt, ebenso selbständig und ebenso unveränderlich verhalten wie wirkliche systematische Arten. In einer solchen „Mutationsperiode" befindet sich nach de Vries die Nachtkerze *Oenothera Lamarckiana*. Von einer ursächlichen Beeinflussung dieser Mutationen durch die darwinistische Zuchtwahl zeigt sich keine Spur; die neuen Mutanten entstehen hier tatsächlich nicht durch die „Allmacht der Naturzüchtung", sondern durch die inneren Entwicklungsgesetze der mutierenden Form. Hierdurch wird der Schluß nahegelegt, daß selbst in der Gegenwart der Prozeß der Stammesentwicklung noch nicht bei allen Arten abgeschlossen ist.

Daß durch Kreuzung zwischen verschiedenen Organismenarten neue Formen erzeugt werden können, ist ein schon von Linné ausgesprochener, für die Entwicklungstheorie fruchtbringender Gedanke. Für die Pflanzenwelt hat namentlich Kerner v. Marilaun in seinem „Pflanzenleben"[2] den Nachweis erbracht, daß heute noch auf diesem Wege nicht bloß neue Varietäten und Rassen, sondern auch neue systematische Arten entstehen können. Selbst J. Reinke[3], der doch einen sehr kritischen Standpunkt gegenüber den tatsächlichen Beweisen für die Entwicklungstheorie einnimmt, stimmt hierin mit Kerner v. Marilaun überein, und er führt besonders die Gattungen *Rubus, Salix, Hieracium* als Beispiele für Formenkreise an, in denen heute noch neue Typen entstehen, die sich wie echte Arten verhalten. Für die Pflanzenwelt gibt es in der Tat manche, wenn auch nicht sehr weittragende direkte Beweise für die Abstammungstheorie.

Wir können hier auf die neueren Anschauungen über die Entwicklung der Arten im Pflanzenreich nicht näher eingehen, die großenteils an Nägelis dies-

[1] Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreiche, Leipzig 1901. Vgl. auch Biolog. Zentralblatt XXI (1901), Nr 9 u. 10; XXII (1902), Nr 16—19; XXIV (1904), Nr 5—7. Zur Kritik der Mutationstheorie vgl. auch J. Reinke, Einleitung in die theoret. Biologie 518 ff. Nach Reinke ist die Tragweite der Mutation eine sehr beschränkte.

[2] II (1898) 565 ff.

[3] Einleitung in die theoretische Biologie 1901, 542 ff.

bezügliche Ideen sich anschließen, indem sie zwischen Organisationsmerkmalen und Anpassungsmerkmalen scharf unterscheiden und erstere auf innere, letztere auf äußere Ursachen zurückführen. Daher verweisen wir hier nur noch auf die folgenden beiden Arbeiten: Ed. Fischer, „Die biologischen Arten der parasitischen Pilze und die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreich“ [1], und C. Correns, „Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Arten auf botanischem Gebiet“ [2]. Interessant ist das Urteil von Correns über die Selektionstheorie (S. 52): „Die natürliche Zuchtwahl jätet nur, sie hat unzählige Formen beseitigt und so Lücken geschaffen, aber nichts Neues hervorgebracht.“ Dies stimmt ganz mit unsern obigen Ausführungen (Kap. 8, S. 172) überein.

In der Tierwelt ist es viel schwieriger, dem Mutationsproblem auf dem Wege der Beobachtung und des Experiments beizukommen [3], als in der Pflanzenwelt. Das erscheint vielleicht manchem befremdlich, weil die künstliche Zuchtwahl, die der Mensch seinen Haustieren gegenüber ausübt, gerade die allergrößten Erfolge zu verzeichnen hat. Aber diese Triumphe der Zuchtwahl sind völlig belanglos als Beweismomente für die Entstehung neuer Arten; denn all den zahllosen Varietäten und Rassen der Haustiere, die der Mensch durch seine Jahrhunderte oder Jahrtausende hindurch fortgesetzte Auslese erzeugt hat, fehlt eben das eine, was ihnen für die Lösung jenes Problems eine positive Bedeutung verleihen würde: dieses eine ist die Konstanz. Keine einzige künstliche Rasse, mag sie noch so scharf ausgeprägt sein und noch so weit von der Stammart sich entfernt haben, vermag ohne die Hilfe des Menschen sich in ihrer Eigenart zu er-

[1] Verhandl. d. Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft, 86. Jahresversammlung in Locarno, Sept. 1903.

[2] Archiv f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie I (1904), 1. Hft, 27—52.

[3] Es sei hier nebenbei erwähnt, daß die berühmten Versuche von Schmankewitsch, das Krebstierchen *Artemia salina* durch Verminderung des Salzgehaltes des Wassers in einen *Branchipus* zu verwandeln, nicht mehr als beweiskräftig anerkannt werden können. Vgl. Ad. Steuer, Der gegenwärtige Stand der Frage über die Variationen von *Artemia salina* Leach (Verhandl. der k. k. Zool.-Botan. Gesellsch., Wien 1903, 145 ff). Das Ergebnis der Studie Steuers lautet (S. 150): „Ebensowenig wie gegenwärtig in der freien Natur noch eine *Artemia* zu einem *Branchipus*, oder umgekehrt, werden kann, so wird es sicherlich auch niemals gelingen, auf künstlichem Wege in den Aquarien die eine Tierform in die andere überzuführen.“ — Auch auf die sehr interessanten Experimente über den Einfluß der Temperatur auf die Färbung der Schmetterlinge (Dorfmeister, Weismann, Standfuß, Urech, Fischer usw.) und auf die Färbung der Coccinellen (Chr. Schröder) gehe ich hier nicht weiter ein, da der Variationsumfang der betreffenden Abänderungen kaum weiter geht als der „Saisondimorphismus“ unter natürlichen Verhältnissen. Immerhin beweisen diese Experimente zur Genüge, daß die direkte Einwirkung äußerer Ursachen auch für die Stammesgeschichte der betreffenden Formen von großer Bedeutung ist.

halten: sich selbst überlassen, kehrt sie stets wieder nach und nach zu den Charakteren der wilden Stammart zurück[1]. Für die Entstehung neuer Arten in freier Natur liefern sie daher gar keinen Beweis, weil eben die natürlichen Arten als konstante Größen sich erweisen müssen, alle künstlich erzielten Rassen dagegen inkonstant sind. Hiermit soll keineswegs gesagt sein, daß die interessanten Studien Charles Darwins und seiner Nachfolger über die Wirkungsweise und die Erfolge der künstlichen Zuchtwahl wertlos seien für die Deszendenzfrage; im Gegenteil, sie sind für dieselbe sehr wertvoll; aber sie beweisen eher das Gegenteil von dem, was sie nach der Absicht der Darwinisten beweisen sollten. Statt zu bestätigen, daß „neue Arten“ auf dem Wege der künstlichen Zuchtwahl sich bilden können, haben sie im Gegenteil bestätigt, daß dies niemals der Fall ist.

Man kommt deshalb gegenwärtig immer mehr zur Überzeugung, daß die Parallele, die von Darwin und seinen Anhängern zwischen der künstlichen Zuchtwahl und den Vorgängen der Artbildung in freier Natur aufgestellt worden ist, und die in der Selektionstheorie ihren wissenschaftlichen Ausdruck gefunden hat, der Wirklichkeit keineswegs getreu entspricht. Wenn wir daher in den Erscheinungen der Gegenwart tatsächliche Anhaltspunkte für die Entwicklung neuer Arten finden wollen, so müssen wir sämtliche künstlich erzeugte Rassen von vornherein als unbrauchbares Beweismaterial ausscheiden und uns auf die Vorgänge der natürlichen, selbständigen Bildung neuer Formen beschränken. Aber da ist guter Rat teuer: wo werden wir derartige Vorgänge finden, da wir doch gegenwärtig in einer Periode der Konstanz der organischen Arten leben?

3. Die Entwicklung der Dinarda-Formen.

Dafür, daß es trotzdem solche Vorgänge gibt, obwohl sie sehr spärlich sind und sich nur bei einer ganz minutiösen Kenntnis der betreffenden Tatsachen als solche zuverlässig nachweisen lassen, wollen wir hier ein Beispiel aus eigener Erfahrung anführen. Da der eingehendere Beweis schon im „Biologischen Zentralblatt“ erbracht wurde[2], sollen im folgenden nur die wesentlichsten Punkte desselben kurz berührt werden.

---

[1] Eine gute Zusammenstellung und Kritik der diesbezüglichen Tatsachen und Behauptungen gibt Yves Delage in seinem Buche La structure du Protoplasma et les théories sur l'hérédité (1895) 295—298.

[2] Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie (Biolog. Zentralblatt XXI [1901], Nr 22 u. 23).

In den Nestern unserer nord- und mitteleuropäischen *Formica*-Arten leben als indifferent geduldete Gäste verschiedene Käferarten der Gattung *Dinarda*, Kurzflügler aus der Unterfamilie der Aleocharinen. Die *Dinarda* gehören durch ihre vorn sehr breite und flach ausgebreitete, hinten scharf zugespitzte Gestalt zum Trutztypus der Ameisengäste, d. h. zu jenen Gesellschaftern, die wegen ihrer Unangreifbarkeit den Angriffen ihrer Wirte zu trotzen vermögen und deshalb von ihnen ruhig geduldet werden; die Kiefer der Ameisen finden nämlich keinen Angriffspunkt am Körper von *Dinarda*, wenn sie dieselbe packen wollen. Der allgemeine Trutztypus der Gattung *Dinarda* nimmt nun aber bei den verschiedenen *Dinarda*-Arten verschiedene Formen an, welche durch die Eigenart ihrer Wirte bedingt sind. Jede *Dinarda*-„Art" hat nämlich ihren bestimmten normalen Wirt. *D. dentata* (Fig. 26) lebt bei der blutroten Raubameise *(Formica sanguinea)*, *D. Maerkeli* (Fig. 25) bei der Waldameise *(F. rufa)*, *D. Hagensi* (Fig. 27) bei *F. exsecta*, *D. pygmaea* (Fig. 28) bei *F. rufibarbis*, und zwar besonders bei einer kleineren und dunkleren Rasse derselben, die *F. fusco-rufibarbis* heißt. Ich konnte nun durch vieljährige Beobachtungen und Experimente feststellen, daß die zwischen jenen *Dinarda*-Arten

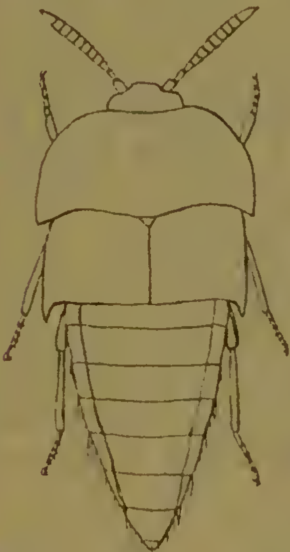


Fig. 25.

Dinarda Maerkeli Ksw.

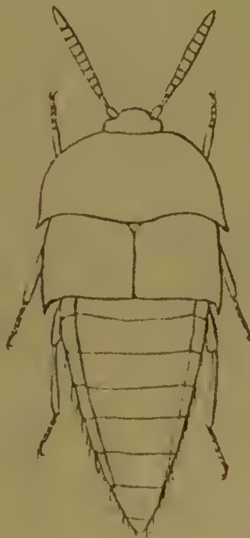


Fig. 26.

Dinarda dentata Grav.

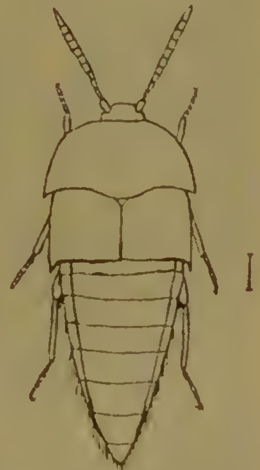


Fig. 27.

Dinarda Hagensi Wasm.



Fig. 28. *Dinarda pygmaea* Wasm.

Beifolgende Abbildungen geben die Größen- und Formverhältnisse unserer vier mitteleuropäischen *Dinarda*-Arten wieder. Ihre Färbung ist ähnlich jener der Wirte: rot und schwärzlich. Bei *D. Maerkeli* und *dentata* sind die Flügeldecken und die Seiten des Halsschildes rotbraun, bei *D. Hagensi* heller rot, und diese Färbung greift bei letzterer auch weiter auf die Basis der Fühler und des Hinterleibes über. Bei der kleineren *D. pygmaea* sind die Flügeldecken dunkel rotbraun, mit einem schwarzen Fleck um das Schildchen, die Halsschildseiten sind hier nur schmal bräunlich gerandet. Der übrige Körper ist mit Ausnahme der Beine schwärzlich.

bestehenden Verschiedenheiten sich in ganz einfacher Weise auf folgende Gesetzmäßigkeit zurückführen lassen: Bei der größeren *Formica*-Art und bei jener, welche große „Ameisenhaufen" baut, lebt stets auch die größere *Dinarda*-Art; bei der kleineren *Formica*-Art dagegen und bei jener, die meist nur einfache Erdnester bewohnt, lebt dagegen die kleinere *Dinarda*-Art. *F. rufa* und *exsecta* sind haufenbauende Arten, und zwar ist *rufa* bedeutend größer als *exsecta;* daher lebt bei *F. rufa* die größte und breiteste *Dinarda*-Art, *D. Maerkeli,* bei *F. exsecta* dagegen die kleinere *D. Hagensi.* Letztere *Dinarda* ist fast ebenso groß wie *D. dentata,* die bei *F. sanguinea* wohnt, obwohl diese Ameise bedeutend größer ist als *F. exsecta;* aber *sanguinea* baut meist einfache Erdnester, die höchstens von einem kleinen Häufchen aus pflanzlichem Material überragt werden, während *F. exsecta* eigentliche Ameisenhaufen errichtet. *F. fusco-rufibarbis* ist endlich die kleinste und dunkelste der obigen *Formica* und baut stets einfache Erdnester; daher ist die bei ihr wohnende *D. pygmaea* auch die kleinste und dunkelste unter allen ihren Verwandten.

Da die *Dinarda* indifferent geduldete Gäste des Trutztypus sind, deren indifferente Duldung auf ihrer normalen Unerwischbarkeit beruht, deshalb kann bei der kleineren *Formica*-Art auch nur eine kleinere *Dinarda* vorkommen als bei der größeren *Formica*-Art; denn je größer die *Dinarda* ist im Vergleich zu ihren Wirten, desto leichter können diese sie, wie ich durch Experimente festgestellt habe, an den Fühlern oder Beinen erhaschen, sie festhalten, töten und auffressen. Ebenso kann bei der in einfachen Erdnestern lebenden *Formica* auch nur eine kleinere *Dinarda* fortkommen als bei jener, deren umfangreiche Ameisenhaufen zahlreiche bequeme Schlupfwinkel für die Verfolgten bieten. Aber warum lebt denn bei der dunkelsten *Formica* auch die dunkelste *Dinarda?* Aus demselben Grunde. Weil die *Dinarda* zu den größten Gästen des Trutztypus gehören und daher die Aufmerksamkeit der Wirte in höherem Grade auf sich ziehen, deshalb muß zwischen ihnen und ihren normalen Wirten auch eine gesetzmäßige Ähnlichkeit der Färbung bestehen, welche sie der Aufmerksamkeit derselben leichter entzieht. Nun sind aber sämtliche oben erwähnte *Formica*-Arten zweifarbig, rot und schwarz, daher tragen auch unsere vier entsprechenden *Dinarda*-Arten dieselbe Livree, und die dunkelste und der Einfarbigkeit sich am meisten nähernde *F. fusco-rufibarbis* beherbergt daher auch die dunkelste, der Einfarbigkeit am meisten sich nähernde *Dinarda*-Art *(D. pygmaea).*

Was wir eben darlegten, sind Tatsachen, für welche wir keine andere Erklärung geben können als die, daß unsere vier *Dinarda*-„Arten" vier verschiedene Anpassungsformen eines und desselben generischen Typus an die vier verschiedenen Wirtsameisen darstellen. Wenn wir annehmen, daß innerhalb der Gattung

Dinarda eine Stammesentwicklung stattgefunden habe, so mußte die Richtung derselben durch die Eigenart der betreffenden Wirte bestimmt werden, und zwar genau in der von uns eben geschilderten Weise. Das Ergebnis einer Stammesentwicklung von *Dinarda* konnte kein anderes sein als dasjenige, das wir gegenwärtig vor uns sehen.

Hat aber denn wirklich eine solche Stammesentwicklung stattgefunden? Ja, denn wichtige Anzeichen sprechen dafür, daß jene Entwicklung noch nicht vollkommen abgeschlossen ist, sondern sich gegenwärtig noch unter unsern Augen weiter vollzieht.

Zum Beweise hierfür dienen folgende Tatsachen. Es gibt erstens bestimmte Gegenden in Mitteleuropa, in denen die oben erwähnten vier *Dinarda*-Formen nach Art echter, konstant verschiedener systematischer Spezies nebeneinander wohnen, jede bei ihrer entsprechenden Wirtsameise. Es gibt zweitens andere Gegenden Nord- und Mitteleuropas, in denen nur zwei von jenen *Dinarda*-Formen *(dentata* und *Maerkeli)* bei ihren zwei Wirtsameisen *(F. sanguinea* und *rufa)* leben, während *F. exsecta* und *fusco-rufibarbis* ebendaselbst keine *Dinarda* als normalen Gast beherbergen. Es gibt drittens andere Gegenden Mitteleuropas, welche zwischen jenen beiden Extremen vermitteln, indem in ihnen nur *F. sanguinea* und *rufa* ihre eigene *Dinarda*-„Art" besitzen *(dentata* und *Maerkeli)*, während bei *F. exsecta* eine Übergangsform von *dentata* zu *Hagensi,* und bei *F. fusco-rufibarbis* bestimmte Mittelglieder von *dentata* zu *pygmaea* leben. Besonders schön läßt sich dies für die bei *F. fusco-rufibarbis* vorkommenden *Dinarda* zeigen. Die sehr kleine, dunkle *D. pygmaea,* welche dieser Ameise vollkommen angepaßt ist, wird mit der bei *F. sanguinea* lebenden *D. dentata* durch eine Postenkette von Übergängen verbunden, die eine verschiedene geographische Verteilung haben. Während in manchen Gegenden Mitteleuropas und Nordeuropas bei *F. rufibarbis* gar keine eigene *Dinarda*-Form sich findet, lebt bei ihr in andern Gegenden eine Form, die von der typischen *D. dentata* kaum merkbar verschieden ist; in andern Gegenden wiederum die *D. dentata* var. *minor,* die bereits als eigene Varietät von *dentata* abgegrenzt ist; in andern dagegen die *D. pygmaea* var. *dentatoides,* die der typischen *pygmaea* sich nähert; in andern endlich die echte *D. pygmaea,* und zwar entweder allein oder noch mit der var. *dentatoides* zusammen. Zum Verständnis dieser geographischen Verteilung ist ferner noch die Tatsache zu beachten, daß bei *F. rufibarbis* in einer Gegend um so regelmäßiger und häufiger *Dinarda* sich findet, je weiter die jener Ameise daselbst entsprechende *Dinarda*-Form von der typischen *dentata* sich entfernt, und je näher sie der typischen *pygmaea* steht.

Die Naturwissenschaft kann als Wissenschaft nicht umhin, „den ruhenden Pol in der Erscheinungen Flucht" zu suchen; sie kann nicht umhin,

die Gesetzmäßigkeiten zu erforschen, die der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zu Grunde liegen. Die Gesetzmäßigkeit, die in der oben geschilderten Verteilung von *Dinarda* enthalten ist, lautet aber folgendermaßen: Die spezifische Entwicklung der *Dinarda*-Formen ist in verschiedenen Teilen ihres geographischen Verbreitungsgebietes verschieden weit vorangeschritten. Die Anpassung von *D. dentata* an *F. sanguinea* und von *D. Maerkeli* an *F. rufa* ist bereits in ganz Mittel- und Nordeuropa vollendet; nicht so die Anpassung von *D. Hagensi* an *F. exsecta* und von *D. pygmaea* an *F. fusco-rufibarbis*. Namentlich letztere stellt sich als eine erst im Werden begriffene Anpassung dar, die in einigen Gegenden bereits vollendet, in andern erst bis zur Mitte des Entwicklungsprozesses vorangeschritten, in andern endlich überhaupt noch kaum oder gar nicht begonnen hat.

Suchen wir die topographischen Gebiete näher zu bestimmen, welche den verschiedenen Stadien der Stammesentwicklung von *Dinarda* entsprechen, so müssen wir allgemeinere und besondere lokale Momente unterscheiden. Im allgemeinen zeigt sich, daß die scharfe Abgrenzung der vier *Dinarda*-Formen voneinander in jenen Gebieten von Mitteleuropa am weitesten fortgeschritten zu sein scheint, welche am Schluß der letzten Eiszeit des Diluviums zuerst eisfrei und meerfrei wurden, z. B. im Rheintal oberhalb des Siebengebirges, in Böhmen, Schlesien usw. Hiermit stimmt auch der Umstand, daß in den Zentralalpen und im nördlichen Europa überhaupt nur zwei *Dinarda*-Arten vorzukommen scheinen. Anderseits können jedoch auch besondere örtliche Verhältnisse zur rascheren und schärferen Abgrenzung der bei *F. rufibarbis* lebenden *Dinarda* beitragen. So finde ich beispielsweise auf dem Glacis der ehemaligen Festung Luxemburg, auf einem schroff begrenzten Plateau, das sehr viele Nester von *F. rufibarbis*, aber keine von *F. sanguinea* enthält, in den *rufibarbis*-Nestern die *D. pygmaea* var. *dentatoides* vor, und zwar manchmal in Exemplaren, die der typischen *pygmaea* sehr nahe kommen. Dagegen traf ich auf dem langen Höhenrücken, der von Luxemburg allmählich gegen Trier hin abfällt, in den Nestern von *F. rufibarbis* bei Ober-Anven mehrere *Dinarda*, die sich von der typischen *dentata* kaum merklich unterscheiden: hier ist die Entwicklung einer eigenen *Dinarda*-Form bei *F. rufibarbis* wahrscheinlich deshalb so weit zurückgeblieben, weil die häufig zu Fuß von einem Ameisenneste zum andern laufenden *Dinarda* mit den in den benachbarten *sanguinea*-Nestern lebenden *D. dentata* sich kreuzen konnten. Die lokale Abschließung der betreffenden *rufibarbis*-Nester ist ein für die Entwicklung einer eigenen *Dinarda*-Form ohne Zweifel sehr günstiger Umstand, obwohl er nicht unumgänglich nötig erscheint; denn bei Exaten in Holländisch-Limburg fand ich viele Jahre hindurch in einem Neste der *F. rufibarbis* var. *fusco-rufibarbis* nur Exemplare der *D. dentata*

var. *minor*, ohne Übergänge zur typischen *D. dentata*, trotzdem daß auf demselben flachen Terrain in einer Entfernung von nur 30 m zahlreiche *sanguinea*-Nester lagen, welche die typische *D. dentata* beherbergten.

Man könnte hierauf erwidern, diese Erscheinungen sprächen nur für eine Entwicklung innerhalb der Art, nicht für eine Entwicklung der Arten aus andern Arten. Was versteht man in diesem Falle unter „Art", eine natürliche oder eine systematische Art?[1] Daß unsere vier zweifarbigen *Dinarda*-Formen zu einer natürlichen Art gehören, ist selbstverständlich, sobald sie sich als stammesverwandt nachweisen lassen. Wenn wir jedoch fragen, ob sie auch zu einer systematischen Art zu rechnen seien, so ist die Antwort nicht so einfach. Falls man sie sämtlich nur als „systematische Rassen" von *D. dentata* erklärt — eine Ansicht, welche ich bereits 1896 näher begründete[2] —, so stellen sie jedenfalls Rassen dar, die auf verschiedenen Stufen zur Bildung echter Arten stehen. *D. dentata*, die der hypothetischen Stammform am nächsten kommt, und *D. Maerkeli*, die sich von ihr am frühesten abgezweigt hat, stehen sich bereits ebenso scharf begrenzt gegenüber wie viele andere „systematische Arten"; minder weit entwickelt sind *D. Hagensi* und *pygmaea*, die erst auf gewissen Punkten des Verbreitungsgebietes ihrer Wirtsameisen zu selbständigen Formen sich abgegrenzt haben. Es bleibt sich jedoch für unsere Frage völlig gleich, ob wir die vier zweifarbigen *Dinarda*-Formen der nord- und mitteleuropäischen Fauna für wirkliche systematische „Arten" oder bloß für „Rassen einer Art" erklären, die auf verschiedenen Stufen zur Speziesbildung stehen; denn in beiden Fällen läßt sich die Annahme nicht umgehen, daß hier eine wirkliche Stammesentwicklung vorliegt, deren Ziel die Bildung von Anpassungsformen ist, die sich schließlich als echte „Arten" voneinander abtrennen. Diese Folgerung werden wir weiter unten durch den Vergleich mit der südeuropäischen *D. nigrita* noch näher begründen.

Aber, so wird man vielleicht sagen, zugegeben, daß innerhalb der Gattung *Dinarda* ein solcher Entwicklungsprozeß tatsächlich noch stattfinde; was folgt daraus für die Annahme der Entwicklungstheorie im allgemeinen? Handelt es sich in dem oben geschilderten Falle nicht etwa um eine bloße Ausnahme? Allerdings handelt es sich hier um eine Ausnahme von der gewöhnlichen Konstanz der systematischen Arten. Es wäre daher völlig verkehrt, wenn jemand behaupten würde, gerade so wie *Dinarda* seien auch alle übrigen oder auch nur die meisten Tiergattungen gegenwärtig noch in der Bildung neuer Arten begriffen. Ebenso verfehlt wäre es aber auch,

[1] Über die Unterscheidung dieser beiden Begriffe vgl. das vorige Kapitel S. 197.

[2] *Dinarda*-Arten oder Rassen? (Wien, Entom. Zeitung XV, 4. u. 5. Hft, 125—142.)

wenn jemand den obigen Erscheinungen jegliche Beweiskraft für die Entwicklungstheorie absprechen wollte, unter dem Vorwande, man dürfe die „Ausnahme“ nicht zur „Regel“ machen. Gibt man einmal zu, daß die vier zweifarbigen *Dinarda*-„Arten“ untereinander wirklich stammesverwandt seien, so kann man nicht mehr Halt machen vor einem Vergleiche derselben mit der südeuropäischen schwarzen *D. nigrita*, die bei einer schwarzen Myrmicide des Mittelmeergebietes *(Aphaenogaster testaceopilosa)* lebt. Die Verschiedenheit dieser Art von ihren nordischen Verwandten ist so groß, daß sie neuerdings von Casey mit Recht zu einer eigenen Gattung *Chitosa* erhoben wurde; und doch kann man an ihrer Stammesverwandtschaft mit unsern echten *Dinarda* nicht zweifeln; denn die wichtigsten morphologischen Unterscheidungsmerkmale von *D. nigrita* werden sich, wenn wir nur einmal ihre Lebensweise genau kennen, wahrscheinlich als Anpassungscharaktere herausstellen, gerade so wie wir dies für die Unterscheidungsmerkmale unserer zweifarbigen *Dinarda*-Arten bereits jetzt zu zeigen vermögen. Daß die Unterschiede im ersteren Falle bedeutend größer sein müssen als im letzteren, ist schon deshalb selbstverständlich, weil *D. nigrita* bei einer Ameise lebt, die nicht bloß generisch verschieden ist von *Formica*, sondern sogar zu einer andern Unterfamilie des Ameisenstammes gehört als diese, während unsere nordischen *Dinarda* sämtlich bei Arten ein und derselben Gattung *Formica* wohnen. Überdies stimmt *D. nigrita* in jenen systematischen Merkmalen, welche vom Trutztypus unabhängig sind, speziell in der Bildung der Mundteile und namentlich in der eigentümlichen Zungenform, vollkommen mit ihren nordischen Verwandten überein. Wir müssen daher annehmen, daß sie aus einer gemeinsamen Stammform mit unsern *Dinarda* hervorgegangen ist, und zwar auf einem ganz ähnlichen Wege wie derjenige ist, der zur Differenzierung unserer nordischen *Dinarda* durch Anpassung an ihre normalen Wirtsameisen geführt hat und heute noch führt. Es wäre daher eine offenbare Inkonsequenz, wenn man einerseits zugestehen würde, daß die Differenzierung unserer zweifarbigen *Dinarda* das Ergebnis eines wirklichen Entwicklungsprozesses sei, anderseits aber standhaft leugnen wollte, daß derselbe Entwicklungsprozeß sehr wahrscheinlich auch zur Differenzierung der Gattungen *Dinarda* und *Chitosa* geführt habe. Hiermit ist aber bewiesen, daß das Entwicklungsprinzip in gewissen Fällen auch auf systematische Gattungen derselben Familie Anwendung finden kann und muß.

Um Mißverständnisse auszuschließen, die aus unserer Darlegung der *Dinarda*-Entwicklung vielleicht entstehen könnten, müssen wir noch einige Bemerkungen beifügen. Wenn auch im wesentlichen dieselben Anpassungsfaktoren, welche zur Differenzierung unserer zweifarbigen *Dinarda*-Formen voneinander geführt haben und noch führen, auch für die Differenzierung der Gattungen *Dinarda* und *Chitosa* aus einer gemeinsamen Stammform

gelten, so wird doch die Entwicklung im letzteren Falle nicht eine so langsame und allmähliche gewesen sein wie im ersteren. Wegen der großen Verschiedenheit der beiden Wirtsameisengattungen *Formica* und *Aphaenogaster* muß auch eine raschere Scheidung der ihnen sich anpassenden *Dinardini* (*Dinarda*-Verwandten) statigefunden haben. Dies ist um so eher anzunehmen, da in der Diluvialzeit, in welcher dieser hypothetische Entwicklungsprozeß stattgefunden haben muß, wahrscheinlich eine raschere Folge klimatischer Veränderungen sich ereignete, die zugleich eine raschere Verschiebung des Verbreitungsgebietes der Ameisengattungen bedingte. Setzen wir voraus, daß infolge eines derartigen Klimawechsels die südlichere Gattung *Aphaenogaster* ihr Verbreitungsgebiet weiter nach Norden ausdehnte und in ein bisher von *Formica* beherrschtes Gebiet eindrang, während letztere Gattung daselbst allmählich ausstarb und dadurch ihre Verbreitungszone noch mehr nach Norden zurückzog: dann war für eine *Dinarda*-ähnliche Käferart, welche von den seltener werdenden *Formica* zu den häufiger werdenden *Aphaenogaster* überging und in deren Nestern Aufnahme suchte, eine dringende Notwendigkeit vorhanden, sich den neuen Wirten anzupassen, um nicht von ihnen vertilgt zu werden; dadurch wurde aber die raschere Bildung neuer Variationen oder auch sprungweiser Mutationen in der für jene Anpassung günstigen Entwicklungsrichtung mächtig gefördert; ein neuer **Entwicklungsimpuls** war hiermit gegeben. Ohne die Annahme **innerer Entwicklungsgesetze**[1], welche auf äußere Einwirkungen in zweckmäßiger Weise reagieren, kommen wir somit auch hier nicht aus; denn diese sind **die notwendige Voraussetzung für jede zweckmäßige Anpassung**. Das mechanische „**Wie?**" jener Einwirkung der äußeren Verhältnisse auf die innere Anpassungsfähigkeit des Organismus vermögen wir allerdings nicht zu erklären, ebensowenig als wir zu erklären vermögen, wie das tierische Protoplasma auf Lichtreize gerade durch Bildung von lichtempfindenden Pigmentflecken zu reagieren befähigt ist. In der Anpassungsfähigkeit des Organismus liegt eben das **Grundgeheimnis des Lebens**, das wir als gegeben annehmen müssen, nicht aber, wie der Darwinismus es tut, als „mechanisch unerklärbar" leugnen dürfen[2]. Sonst bleibt die erste Bildung neuer zweckmäßiger Abänderungen einfachhin dem Zufall überlassen; eine Zufallstheorie kann aber nie und nimmer die Grundlage einer Entwicklungstheorie bilden.

---

[1] Daß dieselben keineswegs der materiellen Grundlage entbehren, wurde bereits früher (Kapitel 6, S. 144 f. und Kapitel 8, S. 198) näher ausgeführt.

[2] Man kann es deshalb nur bedauern, daß auch der sonst so scharfsinnige **August Weismann** in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" (Jena 1902) immer noch die Annahme einer inneren Anpassungsfähigkeit des Organismus als „mystisch", „wunderbar" usw. verwirft.

Wir werden daher zu der Annahme geführt, daß die ehemalige Differenzierung der Gattungen *Dinarda* und *Chitosa* aus einer gemeinsamen Stammform keine so allmähliche sein konnte wie die spätere Differenzierung der zweifarbigen echten *Dinarda*, sondern daß sie wahrscheinlich eher sprungweise nach Art der Mutationstheorie von de Vries erfolgte. Noch dringender scheint dies gefordert für die erste Ausbildung des Trutztypus der Stammform der *Dinardini;* denn die nächsten systematischen Verwandten derselben aus der Gattung *Thiasophila* sind so weit verschieden von den *Dinardini*, daß zu einer Ausfüllung dieser Lücke durch eine darwinistische, ganz allmähliche Entwicklung bereits Hunderttausende von Jahren nötig wären; und doch muß die Entstehung der Stammform der *Dinardini* in verhältnismäßig kurzer Zeit am Ende der Tertiärepoche oder am Beginn der Diluvialepoche erfolgt sein. Dies läßt sich aus der geographischen Verbreitung von *Dinarda* ziemlich sicher nachweisen; denn die Gattung *Thiasophila* ist als *Formica*-Gast auch in Nordamerika vorhanden, während die Gattung *Dinarda* daselbst fehlt, obwohl die *Formica*-Arten in Nordamerika ebenso weit verbreitet und ebenso häufig, ja noch mannigfaltiger entwickelt sind als bei uns. Also kann die Stammform von *Dinarda* erst dann entstanden sein, nachdem Nordamerika bereits durch den Ozean von Europa und Nordasien völlig getrennt war, was frühestens in das Ende der Tertiärzeit fällt. Nur dadurch wird es verständlich, weshalb die Gattung *Dinarda* auf den nördlichen Teil der Alten Welt beschränkt ist, während sie in Nordamerika nicht vorkommt trotz der Häufigkeit der nordamerikanischen *Formica*-Arten, die großenteils mit den unsrigen spezifisch identisch sind.

Was wird also durch obiges Beispiel der *Dinarda*-Entwicklung wirklich bewiesen? Daß es Fälle gibt, in denen eine entwicklungstheoretische Hypothese eine um so greifbarere Gestalt annimmt und sich um so unabweisbarer herausstellt, je mehr man in die tatsächlichen Einzelheiten eindringt. Je weiter wir aber zurückzugreifen versuchen in die ältere Stammesgeschichte der *Dinardini*, desto größer wird die Dunkelheit. Ähnlich geht es auch mit andern deszendenztheoretischen Problemen. Je mehr dieselben auf engbegrenzte Formenkreise sich beziehen, desto zuverlässiger erweisen sie sich, wenn sie überhaupt richtig sind; je mehr sie aber auf allgemeine Verwandtschaftsbeziehungen zwischen höheren Ordnungen, Klassen oder Kreisen des Tierreichs sich ausdehnen, desto vager und unsicherer werden sie gewöhnlich und bieten dann in der Tat oft nur den aus der Ferne bestechenden Reiz, von welchem Fleischmann in seinem Werke „Die Deszendenztheorie" spricht[1].

[1] Vgl. auch Stimmen aus Maria-Laach LXII 116 ff: „Eine Reaktion gegen die Deszendenztheorie."

Wir dürfen daher ruhig die Entwicklungslehre annehmen, soweit sie sich für bestimmte Formenkreise mit einem hinreichenden Grade der Wahrscheinlichkeit naturwissenschaftlich begründen läßt; um so entschiedener dürfen wir aber auch die im Namen der monistischen Entwicklungstheorie an uns gestellten „Postulate" als naturwissenschaftlich unbewiesen ablehnen.

Was wird dagegen durch obiges Beispiel nicht bewiesen? Daß auf dieselbe Weise und durch dieselben Ursachen wie die zum Trutztypus gehörigen *Dinardini* auch die Ameisengäste anderer biologischer Typen sich entwickelt haben; denn eben weil letztere keine Gäste des Trutztypus sind, gelten für sie andere Anpassungsgesetze, auf die wir später noch kurz hinweisen werden. Völlig unbegründet aber wäre es, wollte jemand aus unserer obigen Darlegung den Schluß ziehen, sämtliche Arten des Tierreichs müßten sich auf dieselbe Weise und durch dieselben Ursachen entwickelt haben wie unsere *Dinarda*-Formen. Dieser Schluß wäre schon deshalb völlig unhaltbar, weil die größere Mehrzahl der systematischen Unterschiede, die zwischen Arten derselben Gattung bestehen, zu den biologisch indifferenten Eigenschaften gehören, welche für die Existenz ihrer Besitzer weder nützlich noch schädlich sind; an ihnen kann daher die Naturzüchtung keinen Anhaltspunkt für ihre „Auslese des Passendsten" finden. Die inneren Entwicklungsgesetze der Organismen, die auch für die *Dinarda*-Entwicklung die unentbehrliche Grundlage bilden, erhalten deshalb auf andern Gebieten der Entwicklungslehre vielfach eine größere und allgemeinere Bedeutung als hier, obwohl dieselbe meist keine so unumschränkte ist, wie Eimer und andere Vertreter der Orthogenesis annehmen.

4. Indirekte Beweise für die Abstammungstheorie.

Wir wenden uns jetzt zu den eigentlichen indirekten Beweisen für die Abstammungstheorie. Gegenüber den direkten Beweisen sind sie außerordentlich zahlreich und mannigfaltig. Sie lassen sich aus allen Gebieten der biologischen Forschung schöpfen, namentlich aus der vergleichenden Morphologie und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte [1], aus der vergleichenden Biologie und ganz besonders aus der Paläontologie, welche die Verwandt-

[1] Besonders zu berücksichtigen sind hierunter die Erscheinungen der parasitischen Degeneration im Tierreich, welche vielfach eine vollkommene Umbildung oder vielmehr Rückbildung des erwachsenen Tieres zur Folge haben, so daß man nur noch an der Larvenform bzw. an dem Jugendstadium die natürliche systematische Stellung und damit auch die Stammesverwandtschaft der betreffenden Formen erkennen kann. Beispiele hierfür bieten namentlich die parasitischen Ruderfüßer (in den Familien der Lernäopoden und Lernäen) und die parasitischen Rankenfüßer (in der Unterordnung der Rhizocephalen oder Wurzelkrebse). — Bei den parasitischen Anpassungen überwiegen die Rückbildungen, bei den symbiontischen Anpassungen der Ameisengäste und Termitengäste überwiegen die spezifischen Umbildungen.

schaftsbeziehungen zwischen den gegenwärtig lebenden Tieren und Pflanzen und den Fossilien früherer Erdperioden festzustellen sucht. Über die Beweiskraft der paläontologischen Tatsachen für die Annahme einer Stammesentwicklung der organischen Arten haben wir uns bereits oben (Kap. 8, S. 182) zur Genüge ausgesprochen. Da wir kein Lehrbuch der Deszendenztheorie zu schreiben beabsichtigen, wollen wir hier nur noch einige „Indizienbeweise" für dieselbe vorführen, die aus unserem Spezialgebiet, *aus der vergleichenden Morphologie und Biologie der Ameisengäste und Termitengäste*, entnommen sind[1].

Einerseits ergibt sich aus jenen Erscheinungen die unabweisbare Notwendigkeit, eine Entwicklung der systematischen Arten und manchmal auch der Gattungen und sogar der Familien innerhalb jener Ordnungen der Insekten anzunehmen, welche die meisten Rekruten zu dem Heere der Ameisengäste und Termitengäste stellen. Anderseits warnen sie uns ebenso nachdrücklich vor übereilten Verallgemeinerungen, mit denen man heutzutage gerade auf deszendenztheoretischem Gebiete allzu freigebig ist. In manchen Fällen sprechen die Tatsachen so klar für eine wirkliche Stammesentwicklung der betreffenden Formen, daß kein denkender Naturforscher sich dieser Forderung gegenüber ablehnend verhalten kann; in andern Fällen dagegen setzen sie den deszendenztheoretischen Erklärungsversuchen bedenkliche Schwierigkeiten entgegen. Ganz und gar undurchführbar aber erweist sich die schablonenmäßige Anwendung einseitiger Entwicklungsfaktoren, die von gewissen Deszendenztheoretikern auf ihre Fahne geschrieben und zu alles erklärenden Schlagwörtern erhoben worden sind. Dies gilt insbesondere für die von *Weismann* proklamierte *Allmacht der Naturzüchtung* ebenso wie für die ihr diametral entgegengesetzte *Orthogenesis Eimers*. Die Tatsachen erwidern uns hart-

[1] Näheres vgl. im 3. und 4. Teil der Arbeit „Gibt es tatsächlich Arten?" usw. (Biolog. Zentralblatt 1901, Nr 22 u. 23); ferner in: Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und äthiopischen Faunengebiet (Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik XIV [1900], 3. Hft, 215—289 275 ff); Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen gesammelt auf Ceylon von Dr W. Horn, mit anderem ostindischen Material bearbeitet (Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik XVII [1902], 1. Hft, 99—164 u. Taf. 4 u. 5); Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinengäste der Alten und der Neuen Welt, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Konvergenzerscheinungen (Verhandl. der Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1902, 86—98); Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynen-Theorie (ebd. 98—108). Zum Mimikrytypus der Dorylinengäste (Zoolog. Anzeiger 1903, Nr 704, 581 bis 590); Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisen- und Termitengästen (Biolog. Zentralblatt 1903, Nr 2 5 6 7 8); Ein neuer *Atemeles* aus Luxemburg (Deutsche Entomolog. Zeitschrift 1904, 1. Hft, 9—11); Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen am oberen Kongo (Zoolog. Jahrbücher, Supplement VII [1904] 611—682 u. Taf. 31—33). Die Arbeiten über *Termitoxenia* werden im 10. Abschnitt des vorliegenden Kapitels zitiert werden.

näckig auf diese beiden Theorien: „Eines schickt sich nicht für alle.“ Die Entwicklung jener Ameisengäste und Termitengäste, welche zur biologischen Klasse des Trutztypus (z. B. *Dinarda*) gehören, kann nicht durch dieselben Faktoren erfolgt sein wie die Entwicklung jener Gäste, die zur biologischen Klasse des Mimikrytypus gehören; und für die Entwicklung der Gäste des Mimikrytypus gelten wiederum andere Prinzipien als für die Entwicklung der echten Gäste des Symphilentypus. Die Natur läßt sich keine Gewalt antun zu Gunsten irgend einer besondern Theorie; wer alle Erscheinungen über einen Leisten schlagen will, der macht hier schlechte Geschäfte. Die Eimersche Orthogenesis, die bloß bestimmt gerichtete innere Wachstumsgesetze als einzige Entwicklungsursachen anerkennen will, scheitert an den Gästen des Trutztypus und des Mimikrytypus, ebenso wie die Weismannsche Allmacht der Naturzüchtung an den Gästen des Symphilentypus scheitert [1].

Bevor wir auf die einzelnen Vergleichspunkte zwischen der Konstanztheorie und der Deszendenztheorie angesichts der vergleichenden Morphologie und Biologie der Ameisengäste und Termitengäste eingehen, müssen wir noch folgende allgemeinere Erwägungen vorausschicken.

Weitaus die größte Zahl der gesetzmäßigen Ameisengäste und Termitengäste, die einen hohen Grad der Anpassung an die myrmekophile oder termitophile Lebensweise zeigen, gehören zur Ordnung der Käfer. Diese ist aber geologisch älter als die Familien der Ameisen und der Termiten, indem wir bereits eine Reihe von Käfern aus dem Trias, also aus der ältesten Periode der mesozoischen Formationsgruppe kennen. Ferner hat diese Insektenordnung bereits in der Mitte des Mesozoikums, im schwarzen Jura (Lias), eine so hohe Entwicklung erlangt, daß die heutigen Familien und Gattungen der Käfer daselbst großenteils vertreten sind. Nun erreichten aber die Ameisen und die Termiten erst in der känozoischen Formationsgruppe, und zwar im Tertiär, eine entsprechende Höhe der Entwicklung, durch welche sie zu Ameisenstaaten und Termitenstaaten wurden und eine Großmachtrolle in der Natur zu spielen begannen. Vorher fehlten somit für andere Insekten die Anpassungsbedingungen, die sie zu Ameisengästen oder Termitengästen machen konnten. Wir müssen also not-

---

[1] Vgl. auch unsere früheren Bemerkungen über die Ursachen der hypothetischen Stammesentwicklung im 8. Kapitel, S. 196 u. 198. Auf botanischem Gebiete sprach sich namentlich v. Wettstein in ähnlichem Sinne aus, indem er zeigte, „daß es nicht möglich ist, alle Phänomene der Formenbildung im Pflanzenreich auf dieselben Ursachen zurückzuführen“ (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft XVIII [1900] 200). Außer der von Wettstein betonten Unterscheidung zwischen Organisationsmerkmalen und Anpassungsmerkmalen werden wir aber auch innerhalb der letzteren Gruppe auf mannigfaltig verschiedene Ursachen hingewiesen.

wendig annehmen, daß entweder in der Tertiärzeit noch eine Menge neuer Käferfamilien, die ausschließlich Myrmekophilen oder Termitophilen sind, wie die Paussiden, Clavigeriden, Gnostiden, Ektrephiden, Rhysopaussiden usw., und noch viel zahlreichere neue myrmekophile oder termitophile Gattungen in andern Käferfamilien, unter den Staphyliniden, Skarabäiden usw. direkt geschaffen wurden — was vom paläontologischen Gesichtspunkte aus sehr unwahrscheinlich ist — oder wir müssen annehmen, daß jene Familien und Gattungen der Ameisengäste und der Termitengäste aus Stammformen[1] sich entwickelt haben, die schon in der mesozoischen Periode lebten und erst später zur myrmekophilen oder termitophilen Lebensweise übergingen. Letztere Annahme scheint uns viel wahrscheinlicher als die erstere, und zwar nicht bloß aus naturwissenschaftlichen, sondern auch aus philosophischen Gründen; denn wenn es uns gelingt, auf Grund der Entwicklungstheorie die Entstehung jener myrmekophilen und termitophilen Formen als natürliche Anpassungserscheinungen zu erklären, so dürfen wir nicht zu „unmittelbaren Neuschöpfungen" unsere Zuflucht nehmen.

Um unsern Lesern wenigstens einen flüchtigen Einblick in die einzelnen Beweismomente zu ermöglichen, welche auf dem Gebiete der Myrmekophilen- und Termitophilenkunde zu Gunsten der Abstammungslehre sprechen, wollen wir hier einige derselben kurz vorführen.

5. Die hypothetische Stammesentwicklung der Lomechusa-Gruppe.

In der paläarktischen und der nearktischen Fauna, d. h. auf dem Kontinentalgebiete von Europa und Nord- und Mittelasien einerseits und von Nordamerika anderseits, findet sich eine natürliche Gruppe nahe verwandter Aleocharinengattungen, die ich als *Lomechusa*-Gruppe oder *Lomechusini* zusammenfaßte. Sie stellen die am höchsten entwickelten echten Ameisengäste (Symphilen) unter sämtlichen Kurzflüglern (Staphyliniden) der nördlichen Halbkugel dar. In Europa und in Asien bis zum tibetanischen Hochland sind sie durch die Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles* vertreten. Erstere lebt bloß bei bestimmten *Formica*-Arten, z. B. *Lomechusa strumosa* (Fig. 29) bei *Formica sanguinea*, bei der sie auch ihre Larven (Fig. 30) erziehen läßt. *Atemeles* dagegen lebt bei den Gattungen *Formica* und *Myrmica*; bei *Myrmica rubra* bringen die *Atemeles* als Käfer den größten Teil ihres Lebens zu, bei bestimmten *Formica*-Arten lassen sie dagegen ihre Larven erziehen. In ganz Nordamerika sind die *Lomechusini* durch die Gattung *Xenodusa* vertreten, deren südlichste Art (*Xenodusa Sharpi* Wasm.) in Mexiko vorkommt. Die *Xenodusa* leben teilweise bei *Formica*

[1] Dieselben gehörten andern, schon früher bestehenden systematischen Familien und Gattungen der Käfer an.

teilweise bei *Componotus,* und zwar so, daß dieselbe Art meist doppelwirtig ist, wie unsere *Atemeles;* ihre Larven werden wahrscheinlich bei *Formica* erzogen [1]. Die außerordentlich langen Fühler und Beine von *Xenodusa* zeigen übrigens eine ausgesprochene Anpassung dieser Gattung an die Lebensweise bei *Camponotus.* Hätten diese Käfer nicht so lange Extremitäten, so wäre es ihnen unmöglich, einen gastlichen Verkehr mit *Camponotus* zu unterhalten, da diese Ameisen viel größer sind als die *Xenodusa;* die Gäste müssen daher ihre Fühler hoch hinaufstrecken und ihren Körper auf den langen Beinen hoch in die Luft heben, wenn sie einen ihrer riesigen Wirte zur Fütterung auffordern oder wenn sie von ihm gefüttert werden.



Fig. 29. *Lomechusa strumosa* F. (5fach vergrößert.)



Fig. 30. Larve von *Lomechusa strumosa.* (5fach vergrößert.)

Nun kommt eine interessante stammesgeschichtliche Frage. Bei welcher jener drei Ameisengattungen hat die Stammform der *Lomechusini* gelebt, bei *Formica,* bei *Myrmica* oder bei *Camponotus?* Welcher dieser Gattungen gebührt daher das Verdienst, diese echten Gäste erzogen und ihre heutigen Anpassungscharaktere durch die „Amikalselektion" zu immer höherer Vollkommenheit herangezüchtet zu haben?

Camponotus ist eine kosmopolitische Ameisengattung, die auch auf der südlichen Halbkugel in einer Unzahl von Arten vertreten ist, und zwar in einer weit größeren Menge und Mannigfaltigkeit als auf der nördlichen Halbkugel. Die Gattung *Myrmica* gehört vorwiegend der paläarktischen und der nearktischen Region an, aber einige ihrer Arten finden sich in Asien noch auf der Südseite des Himalaja, in Birma; eine Art (*Myrmica aberrans* For.) lebt sogar in Australien. Die Gattung *Formica* endlich ist ausschließlich paläarktisch und nearktisch. Nun reicht aber das geographische Verbreitungsgebiet der *Lomechusini* gerade so weit wie dasjenige der Gattung *Formica,* während dasjenige der Gattung *Myrmica* erheblich

[1] P. Muckermanns Beobachtungen in Prairie du Chien (Wisconsin) haben diese Vermutung für *Xenodusa cava* Lec. bereits bestätigt. Dieselbe läßt ihre Larven erziehen bei einer nordamerikanischen Rasse unserer blutroten Raubameise (*Formica sanguinea* subsp. *rubicunda* Em.), bei welcher die Erziehung dieser Adoptivlarven ganz wie bei uns zur Entwicklung von Pseudogynen in der betreffenden Ameisenkolonie führt. Der Käfer selbst wird meist bei *Camponotus pennsylvanicus* Deg. und *pictus* For. gefunden. (Vgl. Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie 106.)

größer und endlich dasjenige von *Camponotus* viel größer ist. Wir dürfen hieraus mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die *Lomechusini* ein Züchtungsprodukt des Symphilie-Instinktes der Gattung *Formica* darstellen, und daß die Anpassungen von *Atemeles* an *Myrmica* und von *Xenodusa* an *Camponotus* erst späteren, sekundären Ursprungs sind.

Dies ist allerdings bloß eine Hypothese, aber eine sachlich begründete und für das Verständnis der morphologischen wie der biologischen und tiergeographischen Eigentümlichkeiten der *Lomechusini* sehr fruchtbare Hypothese. Die tatsächliche geographische Verbreitung dieser Gruppe von Ameisengästen läßt sich ohne jene Hypothese überhaupt nicht erklären. Auch der merkwürdige Umstand, daß heute noch sämtliche *Atemeles*-Arten ihre Larven bei *Formica* erziehen lassen, obwohl wenigstens die kleineren jener Arten (*At. emarginatus* und *paradoxus*) im übrigen besser dem Verkehre mit *Myrmica* angepaßt sind, deutet darauf hin, daß ihre Vorfahren auch als Käfer bei *Formica*, nicht bei *Myrmica* gelebt haben. Ebenso ließe sich noch durch eine nähere, von biologischen Gesichtspunkten geleitete Prüfung der morphologischen Eigentümlichkeiten der *Lomechusini* zeigen, daß ihre fundamentalen Anpassungscharaktere auf die Vergesellschaftung mit der Gattung *Formica* berechnet sind. Deshalb stellt auch die Gattung *Lomechusa*, welche ihrer ursprünglichen Wirtsgattung *Formica* ausschließlich treu geblieben ist, tatsächlich die höchste Entwicklungsstufe des Symphilentypus innerhalb der *Lomechusini* dar.

Dagegen vermag die Konstanztheorie keine einzige dieser Erscheinungen wirklich zu erklären. Sie kann uns nur die Versicherung geben, daß die einzelnen Gattungen und Arten der *Lomechusini* eigens für ihre normalen Wirte „geschaffen“ worden seien. Warum die Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* mehrwirtig sind, vermag sie uns nicht anzugeben, ebensowenig wie sie uns eine Erklärung zu geben im stande ist für die hohe Entwicklung der gelben Haarbüschel und der übrigen auf die Symphilie bezüglichen „Anpassungscharaktere“ der *Lomechusini*. Noch viel weniger endlich kann sie uns verständlich machen, weshalb die Gattung *Camponotus* nicht auch auf der südlichen Halbkugel unserer Erde die schöne und für ihre Wirte so liebenswürdige Gattung *Xenodusa* als Gast besitzt, deren lange Fühler und Beine doch „wie geschaffen sind“ für den freundschaftlichen Verkehr mit der Gattung *Camponotus*. Dies ist um so schwerer begreiflich, weil auch die Larven von *Camponotus* gleich jenen von *Formica* vor der Verpuppung einen Kokon spinnen. Da nur solche Ameisen, welche gewohnt sind, ihre eigenen Larven vor der Verpuppung mit einem Erdgehäuse zu bedecken, unter welchem letztere ihren Kokon verfertigen, auch den Larven der *Lomechusini* denselben notwendigen Dienst zu leisten in der

Lage sind, so kann man wohl sagen, die *Atemeles* müßten deshalb ihre Larven auch heute noch bei *Formica* erziehen lassen, weil ihre andern Wirte aus der Gattung *Myrmica* stets kokonlose Puppen haben und deshalb den *Atemeles*-Larven bei der Vorbereitung zur Verpuppung nicht behilflich sein könnten. Aber für *Camponotus* fällt dieser Grund fort. Wenn somit die *Xenodusa*-Arten ebenso wie die *Atemeles*-Arten trotzdem nur im Verbreitungsgebiete der Gattung *Formica* vorkommen, so ist dies nur daraus erklärlich, daß sämtliche *Lomechusini* ursprünglich bloß bei *Formica* lebten und erst später teilweise auch zu andern Ameisengattungen (*Myrmica* bzw. *Camponotus*) übergingen, bei denen sie jetzt einen großen Teil ihres Imagolebens zubringen.

Mit jenem Wirtswechsel ging aber auch die morphologische Differenzierung der drei Gattungen *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa* Hand in Hand. Zu echten *Lomechusa* entwickelten sich jene Arten der *Lomechusini*, welche einwirtig blieben, indem sie auch fürderhin bei bestimmten *Formica*-Arten ihren ganzen Lebenslauf durchmachten; zu *Atemeles* und *Xenodusa* entwickelten sich dagegen jene Arten, welche doppelwirtig wurden, indem erstere der Gesellschaft von *Myrmica*, letztere der Gesellschaft von *Camponotus* sich anpaßten und nur noch zur Fortpflanzungszeit zu jenen *Formica*-Arten zurückkehrten, bei denen sie ihre Larven erziehen ließen. Diese stammesgeschichtliche Auffassung gibt uns die einzige natürliche Erklärung sowohl für den gemeinschaftlichen morphologischen und biologischen Charakter der *Lomechusini*, als auch für die Verschiedenheiten, denen wir innerhalb jener Käfergruppe begegnen.

Als Beispiel für die Entwicklung der Artverschiedenheiten innerhalb der drei Gattungen der *Lomechusini* wollen wir hier die *Atemeles*-Arten berücksichtigen. Sämtliche *Atemeles* sind, wie schon oben bemerkt wurde, doppelwirtig, indem sie den größten Teil ihres Käferlebens bei *Myrmica rubra* zubringen, zur Fortpflanzungszeit im April oder Mai dagegen zu bestimmten *Formica*-Arten übergehen, bei denen sie dann auch ihre Larven erziehen lassen. Die frisch entwickelten Käfer kehren im Hochsommer oder Herbste wieder zu den *Myrmica* zurück. Dieses Wanderleben der *Atemeles* ist biologisch äußerst interessant, und viele Hunderte von Beobachtungen über dasselbe, die ich teils in freier Natur teils in eigenen Beobachtungsnestern anstellte, sind darüber in meinen Tagebuchnotizen aufgezeichnet. Hier können wir nur ganz kurz die entwicklungstheoretischen Resultate jener Forschungen erwähnen. Obwohl gegenwärtig die *Atemeles* den größeren Teil ihres einjährigen Lebens bei den *Myrmica*, den kleineren bei den *Formica* zubringen, so daß man erstere als die primären, letztere als die sekundären Wirte von *Atemeles* bezeichnen könnte, so waltet doch stammesgeschichtlich das umgekehrte Verhältnis ob, weil die Anpassung der *Lomechusini* an *Formica*

älteren Datums ist als die Anpassung einer Gattung dieser Gruppe, nämlich *Atemeles*, an *Myrmica*. Aber gerade dieser Anpassung verdanken die *Atemeles*-Arten ihre gemeinschaftlichen Gattungscharaktere, welche sie von *Lomechusa* unterscheiden. Dagegen sind die Verschiedenheiten, welche die einzelnen *Atemeles*-Formen als besondere Arten voneinander trennen, durch die Verschiedenheit der *Formica*-Arten bedingt, bei denen sie heute noch ihre Larven erziehen lassen. In den Nestern der verschiedenen Rassen von *Myrmica rubra*, bei *Myrmica scabrinodis, laevinodis, ruginodis, rugulosa, sulcinodis* usw. trifft man nicht selten mehrere verschiedene *Atemeles*-Arten zugleich in einem Ameisenneste als Gäste an; in den *Formica*-Kolonien dagegen begegnet man stets nur einer bestimmten *Atemeles*-Form, dem *Atemeles emarginatus* bei *Formica fusca*, dem *Atemeles paradoxus* bei *Formica rufibarbis*, dem *Atemeles pubicollis* bei *Formica rufa*, der Varietät *Foreli* des *Atemeles pubicollis* bei *Formica sanguinea*, dem *Atemeles pratensoides* bei *Formica pratensis*.

Daß die systematischen Unterschiede, welche die einzelnen *Atemeles*-Arten voneinander trennen, wirklich auf Anpassung an die betreffende *Formica*-Art beruhen, bei welcher sie im Sommer leben und ihre Larven erziehen lassen, läßt sich am schönsten durch den Vergleich von *Atemeles pubicollis* mit seinen Verwandten zeigen. Dieser ist nämlich in Größe und Färbung seinem Sommerwirte *Formica rufa* angepaßt und unterscheidet sich eben hierdurch von seinem kleineren und helleren Vetter *Atemeles paradoxus*, dessen Sommerwirt die kleinere und hellere *Formica rufibarbis* ist. *Atemeles pubicollis* var. *Foreli* wurde von Forel in den Vogesen bei *Formica sanguinea* entdeckt; er unterscheidet sich von *pubicollis* hauptsächlich durch die hellrote Färbung, durch welche auch seine Wirtsameise *Formica sanguinea* von der dunkleren *Formica rufa* sich unterscheidet. Noch lehrreicher endlich ist der Vergleich zwischen *Atemeles pubicollis* und *pratensoides*. Letztere *Atemeles*-Art wurde von mir erst 1903 bei Luxemburg entdeckt, wo sie in einem isoliert gelegenen Neste von *Formica pratensis* an der alten Römerstraße, welche ehemals von Trier nach Arlon über Luxemburg führte, in großer Zahl sich vorfand. Die Ameisen jener Kolonie sind ausgezeichnet durch sehr dunkle, fast schwarze Färbung und durch sehr dichte, graue Behaarung; dementsprechend unterscheidet sich der neue *Atemeles* von dem bei *Formica rufa* lebenden *Atemeles pubicollis* durch viel dunkleres, fast einfarbig schwarzbraunes Kolorit und durch viel dichtere Behaarung, namentlich auf der Unterseite des aufgerollten Hinterleibes. Ich nannte diese *Atemeles*-Form „die *pratensis*-ähnliche" *(pratensoides)* wegen der ausgesprochenen Ähnlichkeit, die sie in Färbung und Behaarung mit ihrer Wirtsameise besitzt. Als „neue systematische Art" mußte ich den *Atemeles pratensoides* deshalb aufstellen, weil er durch Farbe, Skulptur und Haar-

kleid von dem *Atemeles pubicollis* sich ebenso „spezifisch" unterscheidet, wie dieser von andern *Atemeles*-„Arten" verschieden ist. Und doch ist diese neue *Atemeles*-Art stammesgeschichtlich nichts weiter als eine hochgradig entwickelte Anpassungsform an *Formica pratensis*, und zwar an *pratensis* von sehr dunkler, stark behaarter Rasse! Wir haben also hier ein interessantes Beispiel vor uns, wie durch biologische Anpassung an eine bestimmte Wirtsameise unter günstigen örtlichen Verhältnissen eine neue Gastart entstehen kann. Jene günstigen örtlichen Verhältnisse bestehen in der isolierten Lage des erwähnten *pratensis*-Nestes. Kolonien von andern *Formica*-Arten sind nicht in der Nähe. Dadurch ist die Möglichkeit ausgeschlossen, daß in den benachbarten *Myrmica*-Nestern, wo die *Atemeles*

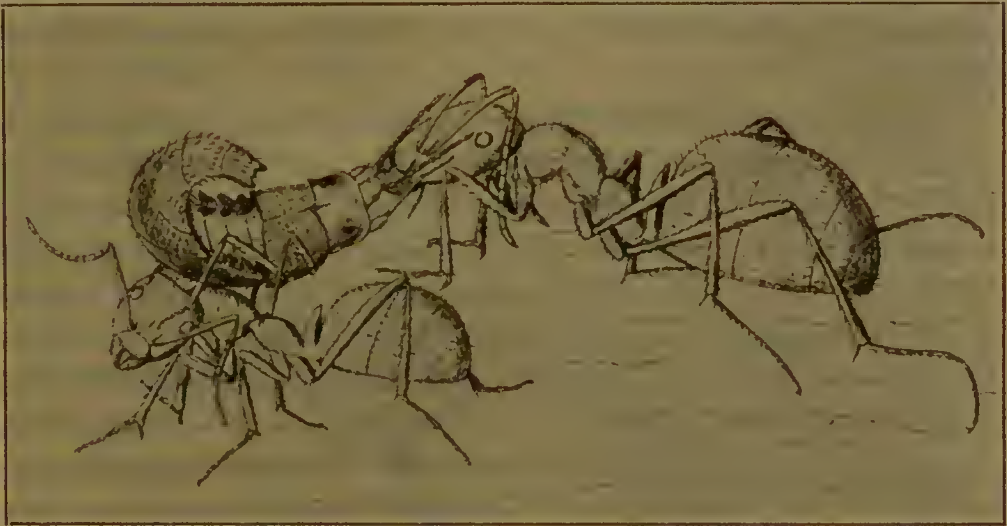


Fig. 31. Fütterung von *Atemeles pratensoides* Wasm. durch *Formica pratensis* Deg. (6fach vergrößert.)

pratensoides den Winter zubringen und auch im ersten Frühling sich bereits paaren, eine Kreuzung mit andern *Atemeles*-Arten, die von fremden *Formica*-Kolonien stammen, stattfinden könne[1]. Durch die Isolierung jenes *pratensis*-Nestes bzw. der *pratensis*-Nester jener Region, wurde wahrscheinlich die Bildung einer eigenen, gerade diesen sehr dunkeln und stark behaarten Ameisen angepaßten *Atemeles*-Form begünstigt; aus einer eigenen Varietät konnte durch Vererbung und Steigerung der Anpassungscharaktere eine eigene Rasse und schließlich eine eigene „Art" werden, die wir als „*pratensis*-ähnlichen *Atemeles*" jetzt vor uns haben.

[1] Die Paarung zwischen *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* habe ich in meinen Beobachtungsnestern von *Myrmica* nicht selten gesehen. Ihr sind wahrscheinlich die zwischen beiden Arten vorkommenden Zwischenformen der Halsschildbildung zuzuschreiben (s. Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa*, in Tijdschrift voor Entomologie XXXI [1888] 29).

Die umstehende Abbildung (Fig. 31) zeigt eine liebliche, nach der Natur gezeichnete und dann photographisch reproduzierte Szene, nämlich die Fütterung eines *Atemeles pratensoides* durch eine große Arbeiterin von *Formica pratensis*. Um bis zum Munde seiner Wirtin hinaufreichen und bei der Aufforderung zur Fütterung die Wangen der Ameise mit seinen Vorderfüßen streicheln und ihren Kopf mit seinen Fühlern betrillern zu können, wie es der feinen Ameisensitte in diesem Falle entspricht, war der Gast auf den Rücken einer andern, etwas kleineren Arbeiterin desselben Nestes gestiegen, die sich auch geduldig als Fußschemel hergab.

Wir haben in unserer Schilderung des *Atemeles pratensoides* bereits die Ursachen kennen gelernt, welche zur Differenzierung der Arten innerhalb der Gattung *Atemeles* geführt haben dürften. Wenden wir uns jetzt einigen allgemeineren Erwägungen zu, die zur Erklärung der hypothetischen Stammesentwicklung der ganzen *Lomechusa*-Gruppe beizutragen geeignet sind.

Welches waren wohl die Gesetze, welche die Stammesentwicklung der *Lomechusini* leiteten, und woher nahm sie ihren Ausgang? Als Stammform ist wahrscheinlich eine Aleocharine anzusehen, die mit *Myrmedonia* verwandt war, einer Gattung, welche bereits in der mittleren Tertiärzeit lebte und im baltischen Bernstein fossil erhalten ist. Unter den gegenwärtig bei uns lebenden Ameisengästen findet sich allerdings eine breite Kluft zwischen der *Myrmedonia*-Gruppe und der *Lomechusa*-Gruppe, eine Kluft, die durch keine „Übergangsform" mehr überbrückt wird. Trotzdem ist die Annahme eines ehemaligen Bindegliedes zwischen beiden Gattungen keine leere Vermutung. Antinori entdeckte in Schoa (Abessinien) eine neue Kurzflüglerart[1], welche ziemlich genau den Anforderungen entspricht, die man an eine *Myrmedonia* nur stellen kann, wenn dieselbe zu einer *Lomechusa*-ähnlichen Form zu werden im Begriffe steht. Die Fühler sind noch dünn wie bei *Myrmedonia*, nicht perlschnurförmig verdickt. Die allgemeine Körperform entspricht noch *Myrmedonia*, ist aber entschieden breiter, an *Lomechusa* sich annähernd. Die Seiten des dunkelgefärbten Halsschildes sind gelbrot, sehr breit abgesetzt und aufgebogen wie bei den *Lomechusini*; an den Seiten des Hinterleibes finden sich bereits kleine aber deutliche gelbe Haarbüschel. Leider ist über die Lebensweise dieses interessanten Tieres noch nichts bekannt. Kehren wir jetzt zur Tertiärzeit und zur Stammesentwicklung unserer *Lomechusini* zurück.

[1] Eine kolorierte Abbildung des typischen Exemplars dieser Art, das in dem Museo civico di storia naturale zu Genua sich befindet, wurde mir von Dr R. Gestro zur Begutachtung geschickt. Die Art ist bezeichnet als *Myrmedonia mirabilis* Eppelsheim i. l. Sie muß jedoch nach meiner Ansicht zu einer neuen Gattung erhoben werden, die zwischen *Myrmedonia* und *Lomechusa* steht.

Die hypothetische Stammform muß in ihrer Entwicklungsanlage jedenfalls die **Anpassungsfähigkeit** an das echte Gastverhältnis besessen haben, sowohl in organischer wie in psychischer (instinktiver) Beziehung. Auf dieser Grundlage kann bei einem Kurzflügler, der, wie unsere meisten Myrmedonien heute noch, wahrscheinlich ursprünglich als Raubtier und feindlich verfolgter Einmieter in die Gesellschaft einer miozänen *Formica*-Art sich eingeschlichen hatte, die allmähliche Entstehung des echten Gastverhältnisses erfolgt sein, welches namentlich in der stärkeren Entwicklung des Fettgewebes, in der Ausbildung größerer gelber Haarbüschel an den Hinterleibsseiten, in der Verbreiterung und Aushöhlung des Halsschildes und in der Umbildung der Mundteile sowie teilweise auch der Fühler seinen morphologischen Ausdruck fand. Die Steigerung des Fettreichtums der Gewebe des Käfers ermöglichte die Ausscheidung eines für den Geruchs- und Geschmackssinn der Ameisen angenehmen flüchtigen Fettproduktes, welches diese vom Körper ihres Gastes ableckten. Dieses Fettprodukt bildet nämlich den eigentlichen biologischen Grund, weshalb jene Käfer von den Ameisen gastlich gepflegt werden[1]. Da jenes Exsudat bei den Kurzflüglern hauptsächlich zwischen den seitlichen Segmentspalten des fettreichen Hinterleibes abgesondert wird, wurden auch die Vorfahren der *Lomechusini* hauptsächlich an den Seiten des Abdomens beleckt. Durch den erhöhten Hautreiz, der dadurch auf jene Körperstellen ausgeübt ward, ist wahrscheinlich die stärkere Entwicklung der daselbst befindlichen Sinnesborsten befördert worden, die als Reizborsten bei der Beleckung die Abscheidung des Exsudates auslösen und zugleich als Verdunstungstrichome die raschere Verteilung desselben bewirken. Indem auch das Fettgewebe des Halsschildes an der Exsudatfunktion teil nimmt, erklärt sich die Verbreiterung und die eigentümliche Aushöhlung desselben, wodurch neben den aufgebogenen Seitenrändern Exsudatgruben entstehen. Außerdem diente die Verdickung der Seitenränder noch zum Schutze gegen die Ameisenkiefer. Die Umbildung der Mundteile des Käfers, welche hauptsächlich in der Verbreiterung der Zunge sich äußert, hängt zusammen mit dem eigentümlichen Instinkte dieser echten Gäste, ihre Wirte durch Fühlerschläge oder überdies auch durch Streicheln der Kopfseiten der Ameise mittels der erhobenen Vorderfüße zur Fütterung aufzufordern und sich aus dem Munde ihrer Wirte füttern zu lassen (vgl. S. 227 Fig. 31). Mit den körperlichen Veränderungen, welche das echte Gastverhältnis bei den Vorfahren der *Lomechusini* mit sich brachte, mußte daher auch eine entsprechende Umbildung des Instinktes der betreffenden

[1] Über die Exsudatorgane und Exsudatgewebe der echten Ameisengäste und Termitengäste s. die oben (S. 220 A. 1) zitierte Arbeit: Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses, 1903.

Käfer sich verbinden. Indem nun die Ameisen ihrerseits jene Gäste mit besonderer Vorliebe pflegten, die ein reichlicheres Fettprodukt abzusondern im stande waren, und indem sie schließlich sogar die Larven dieser „Ameisenfreunde" gleich der eigenen Brut erzogen, übten sie eine eigentliche instinktive Zuchtwahl aus, die ich als Amikalselektion bezeichnete[1].

Die Naturauslese Darwins mit ihrer uneigentlichen Zuchtwahl (Naturalselektion) begünstigte die Entwicklung des echten Gastverhältnisses auf seiten der Käfer. Jene Individuen, welche sich gegen die anfangs noch gewalttätige Behandlung, die sie von den Ameisen erfuhren[2], als widerstandsfähiger erwiesen, und welche zugleich die von der Naschhaftigkeit der Ameisen an die Exsudatorgane der Käfer gestellten Anforderungen besser zu befriedigen vermochten, besaßen ohne Zweifel einen erheblichen Vorteil im Kampfe ums Dasein. Anderseits mußte jedoch dieselbe Naturauslese, welche die Entwicklung des echten Gastverhältnisses auf seiten der Gäste förderte, ihr auf seiten der Ameisen entgegenwirken, sobald letztere begannen, auch die Larven jener Käfer zu erziehen; denn die Larven der *Lomechusini* sind die verderblichsten Feinde der Ameisenbrut, indem sie die Eierklumpen und die jungen Larven ihrer Wirte massenhaft verzehren und schließlich sogar eine Entartung des normalen Brutpflegeinstinktes der Wirte veranlassen, die zur Erziehung der krüppelhaften „Pseudogynen" führt. Daher waren jene *Formica*-Kolonien, welche keine oder wenigstens eine geringere Neigung zur Pflege jener Kuckucksbrut besaßen, ohne Zweifel von jeher besser existenzfähig als jene Kolonien, in denen die instinktive Neigung zur Erziehung obiger Käferlarven sich entwickelte. Hieraus folgt, daß die Naturauslese es niemals so weit kommen lassen durfte, daß die Ameisen in ihren „echten Gästen" ihre schlimmsten Feinde selber züchteten. Die Naturalselektion mußte stets jene *Formica*-Weibchen bevorzugen, in deren Keimesanlage jener verhängnisvolle Instinkt der Ameisenarbeiterinnen nicht oder nur in geringerem Grade enthalten war. Mit andern Worten: die Naturalselektion hätte der Amikalselektion konstant entgegenwirken müssen, sobald durch letztere die Entwicklung des echten Gastverhältnisses bis zu einem Grade gesteigert wurde, der für die Erhaltung der Wirtsart selber offenbar schädlich war. Nun besitzen aber die *Formica*-Arten tatsächlich den erblichen Instinkt, bestimmte Käferarten aus der Gruppe der *Lomechusini* gastlich zu behandeln und deren Larven zu erziehen trotz des Schadens, den diese ihnen zufügen. Also können

[1] Vgl. Biolog. Zentralblatt 1901, Nr 23, 738 ff.

[2] *Atemeles* und *Lomechusa* werden auch heute noch bei der Beleckung durch die Ameisen oft gewaltsam gezerrt, wenn die Gäste alt sind und ihr Exsudatgewebe erschöpft ist.

wir vom entwicklungstheoretischen Standpunkte aus mit Recht sagen: Die Amikalselektion hat über die Naturalselektion den Sieg davongetragen; letztere hat sich hier nicht als „allmächtig", sondern eher als „ohnmächtig" erwiesen.

6. Die Gäste der Wanderameisen.

Ein anderes Beispiel für die Unentbehrlichkeit der Entwicklungstheorie zur Erklärung der interessanten Tatsachen der Myrmekophilie und Termitophilie bietet uns eine Reihe von Kurzflüglern aus der Unterfamilie der Aleocharinen, die als Vertreter des Mimikrytypus bei den Wanderameisen (Dorylinen) der Neuen und der Alten Welt leben (Fig. 32—33). Die Mimikry dieser Gäste ist an erster Stelle auf Täuschung des Fühlertastsinnes ihrer teils blinden, teils mit kleinen einfachen Augen (statt der gewöhnlichen Netzaugen) ausgestatteten Wirte gerichtet; daher gipfelt sie in der Ähnlichkeit der Körpergestalt und namentlich der Fühlerbildung von Gast und Wirt, indem letztere nicht bloß eine passive, sondern überdies eine aktive Täuschung der Wirte durch jene Gäste ermöglicht. Diese Gesetzmäßigkeit gilt ebenso für die Gesellschafter der neotropischen Wanderameisen der Gattung *Eciton* wie für die Begleiter der afrikanischen Treiberameisen *Anomma* und ihrer unterirdisch jagenden Verwandten aus der eigentlichen Gattung *Dorylus*.

Vergleichen wir nun die Dorylinengäste des Mimikrytypus in der Alten und Neuen Welt untereinander, so finden wir, daß auffallend ähnliche Formen dieses biologischen Typus bei den brasilianischen wie bei den afrikanischen Wanderameisen leben. Diese sonderbare Ähnlichkeit beruht jedoch nicht auf einer näheren systematischen Verwandtschaft der betreffenden Käfergattungen untereinander, also auch nicht auf einer unmittelbaren Stammesverwandtschaft. Zwischen der Gattung *Mimeciton* (Fig. 32), die als höchste Vertreterin des Mimikrytypus in Brasilien bei *Eciton praedator* lebt, und der Gattung *Dorylomimus*, die als höchste Vertreterin desselben biologischen Typus im tropischen Afrika bei *Anomma Wilverthi* lebt, besteht zwar eine überraschende Ähnlichkeit des sog. Habitus, d. h. der gesamten äußeren Erscheinung; bei näherer Betrachtung zeigt sich jedoch, daß diese Ähnlichkeit nur auf den sog. Anpassungscharakteren beruht, nicht aber auf den biologisch indifferenten Merkmalen, die bei beiden Gattungen grundverschieden sind; von einer näheren Stammesverwandtschaft beider kann



Fig. 32. *Mimeciton pulex* Wasm. (S. Paulo, Brasilien). (11fach vergrößert.)

daher keine Rede sein. Dasselbe ergibt sich, wenn wir die Gäste des Mimikrytypus, die bei verschiedenen Arten von ein und derselben Ameisengattung *Eciton* im tropischen und subtropischen Amerika leben, untereinander vergleichen: auch hier zeigen sich wiederum frappante Ähnlichkeiten des Habitus, aber keine nähere systematische Verwandtschaft; sie sind im Gegenteil so sehr voneinander verschieden, daß sie ganz verschiedene systematische Gattungen wie *Mimeciton* (Fig. 32), *Ecitophya* (Fig. 33), *Ecitonidia* usw. bilden. Wie sollen wir nun diese befremdliche Tatsache erklären?

Die Konstanztheorie kann uns darauf nur erwidern: „Die betreffenden Gattungen und Arten der Gäste wurden zugleich mit und speziell für die entsprechenden Gattungen und Arten der Wirte unmittelbar geschaffen: die ‚Harmonie des Universums' erforderte jene mannigfaltige Verschiedenheit der Gäste, die ihren Wirten sich nicht ‚angepaßt haben', sondern einfach ‚für dieselben passend' erschaffen worden sind." Weshalb



Fig. 33. *Ecitophya simulans* Wasm. (S. Catarina, Brasilien). (7fach vergrößert.)

aber die so große systematische Verschiedenheit der Vertreter des nämlichen biologischen Typus sogar bei den Arten derselben Wirtsgattung, und zwar eine Verschiedenheit, die trotzdem durch eine so sonderbare habituelle Ähnlichkeit „maskiert" wird, daß man einen afrikanischen *Dorylomimus* sofort als einen Doppelgänger des brasilianischen *Mimeciton* erkennt? Dafür vermag uns die Konstanztheorie gar keine Erklärung zu bieten. Sie vermag es um so weniger, uns hierüber aufzuklären, da wir ohne Zweifel die systematischen „Arten" innerhalb ein und derselben Wirtsameisengattung, z. B. *Eciton*, auf einen gemeinsamen Stamm zurückführen müssen, von welchem aus die Differenzierung der heutigen Arten von *Eciton* durch einen natürlichen Entwicklungsprozeß erfolgte. Formen, die einander so ähnlich sind wie *Eciton Foreli* und *quadriglume*, *praedator* und *coecum*, wird schwerlich jemand für ursprünglich getrennte Arten halten. Nun haben aber diese Arten, vorzüglich als Gäste des Mimikrytypus, Gesellschafter, die voneinander größtenteils sehr weit verschieden sind, ja teilweise sogar verschiedene systematische Gattungen darstellen. Wann sollen diese Gäste geschaffen worden

sein? Ihre Hervorbringung in ihrer heutigen Form hatte erst dann einen Sinn, nachdem die betreffenden Ameisen, ihre Wirte, bereits zu den heutigen Arten differenziert waren. Wir müßten also annehmen, die Wirte hätten sich zwar auf natürlichem Wege entwickelt, die Gäste seien aber erst nachträglich „hinzugeschaffen" worden. Das Gezwungene und Inkonsequente dieser Erklärung dürfte auf der Hand liegen.

Die Entwicklungstheorie dagegen sagt: „Jene Gäste haben sich aus ähnlichen oder teilweise sogar aus identischen Stammformen, unter denen namentlich die geologisch sehr alte und kosmopolitische Gattung *Myrmedonia* in Betracht kommt, im Laufe der Zeit entwickelt, und zwar im innigen Anschluß an die Entwicklung ihrer betreffenden Wirte." Die auffallende Ähnlichkeit, die wir, verbunden mit einer noch viel größeren systematischen Verschiedenheit, zwischen den verschiedenen Gattungen der Gäste des Mimikrytypus finden, ist das Ergebnis einer allmählichen oder vielmehr einer stufenweisen Anpassung, welche bei den Gästen der verschiedenen Wirtsgattungen und Arten auf ähnliche, aber doch völlig selbständig und eigenartige Weise erfolgte. Die Ähnlichkeiten sind bedingt durch die allgemeinen Gesetze des Mimikrytypus der Dorylinen-Gäste, welcher eine den Fühlertastsinn der Wirte erfolgreich täuschende Ähnlichkeit der Körperform zwischen Gast und Wirt, insbesondere aber (auf der höchsten Stufe des Mimikrytypus) eine große Ähnlichkeit der Fühlerform des Gastes mit jener des Wirtes erfordert. Aus dem Prinzip, „wenn zwei Dinge einem dritten gleich sind, so sind sie auch untereinander gleich", erklärt sich die sonderbare Ähnlichkeit, die zwischen den höchsten Vertretern des Mimikrytypus unter den Dorylinen-Gästen verschiedener Erdteile obwaltet: weil sie ihren Wirten gleichen, deshalb gleichen sie sich auch untereinander. Die habituelle Ähnlichkeit, die zwischen systematisch weit verschiedenen Gattungen des Mimikrytypus, z. B. zwischen *Mimeciton* und *Dorylomimus*, besteht, ist somit entwicklungstheoretisch als „Konvergenzerscheinung" aufzufassen. Die Verschiedenheiten dagegen sind bedingt, teils durch die ursprüngliche Verschiedenheit der betreffenden Stammform, teils durch die Verschiedenheiten der Körperbildung und der Lebensweise der betreffenden Wirtsgattungen und Arten, teils durch die Verschiedenheit der Wege, auf denen eine gewisse Ähnlichkeit der Körperbildung und Fühlerbildung des Gastes mit jener des Wirtes im einzelnen sich entwickeln konnte, teils endlich durch die verschieden hohe Entwicklungsstufe des Mimikrytypus bei den verschiedenen Vertretern desselben. Hier bietet sich uns eine wirkliche Erklärung der betreffenden Tatsachen, eine Erklärung, die zwar einen hypothetischen Charakter besitzt, aber den an sie gestellten Anforderungen gerecht zu werden vermag.

Auf die verschieden hohe Entwicklungsstufe des Mimikrytypus bei manchen Gästen, die bei derselben Wirtsameise, z. B. bei *Eciton Foreli*,

leben, sei hier noch besonders aufmerksam gemacht. Der Mimikrytypus steht dem indifferenten Typus[1] tatsächlich nicht schroff und unvermittelt gegenüber, sondern es gibt nicht wenige Fälle, in denen es überhaupt zweifelhaft bleibt, ob wir die betreffende Gastgattung oder Gastart noch zum indifferenten Typus oder bereits zum Mimikrytypus rechnen sollen. Wenn eine natürliche Anpassung der Gäste an ihre Wirte stattgefunden hat, sei es durch allmähliche oder durch sprungweise Variationen, so ist es auch leicht begreiflich, daß wir verschiedene Entwicklungsstufen des Mimikrytypus vorfinden müssen, auf denen die betreffenden Gäste stehen blieben, falls nicht die Anpassungsnotwendigkeit, die für verschiedene Formen sehr verschieden war, eine Steigerung der Anpassungshöhe erforderte.

Vergleicht man ferner die Dorylinengäste des Mimikrytypus mit den Gästen des Trutztypus (Fig. 34 u. 35), die bei denselben Wirten leben und zu den systematischen Unterfamilien der *Xenocephalini* und *Pygostenini* gehören, so zeigt sich ein auffallender Unterschied. So groß die Mannigfaltigkeit und systematische Verschiedenheit der Formen des Mimikrytypus ist, so groß ist die Einförmigkeit und systematische Einerleiheit der Formen des Trutztypus der Dorylinengäste. Seine neotropischen Vertreter gehören fast alle zur Gattung *Xenocephalus* (Fig. 34), deren einander meist sehr ähnliche Arten bei den verschiedenen Arten der Gattung *Eciton* leben, während die altweltlichen Vertreter desselben Typus zu den Gattungen *Pygostenus*, *Doryloxenus* (Fig. 35) usw. zählen, die ebenfalls unter sich sehr ähnlich sind und Gruppen untereinander sehr ähnlicher Arten umfassen. Auch dieser eigentümliche morphologische Gegensatz zwischen den mannigfaltigen Formen des Mimikrytypus und den einförmigen Vertretern des Trutztypus wird durch die Prinzipien der Entwicklungstheorie ganz einfach und natürlich erklärt. Die Gäste des Trutztypus müssen eine größere Summe gemeinsamer morphologischer Merkmale besitzen, weil die Anpassung förmlich hinarbeitete auf die Einförmigkeit seiner Mitglieder: sie beförderte die Entwicklung einer bestimmten schildkrötenartigen Körperform, die Umbiegung des Kopfes auf die geschützte Unterseite der Tiere, die Verkürzung und Verbreiterung der Fühler, die Verkürzung und Bedornung der Beine usw.;



Fig. 34.
Xenocephalus limulus Wasm.
(Rio de Janeiro). (7fach vergrößert.)



Fig. 35.
Doryloxenus Lujae Wasm.
(Kongo). (22fach vergrößert.)

[1] Der letztere umfaßt jene Gäste, welche die ursprüngliche Gestalt ihrer nicht myrmekophilen Verwandten beibehalten haben.

das Resultat dieser Anpassung mußte daher ein durchaus einförmiges sein, wie es die als *Xenocephalini* und als *Pygostenini* bezeichneten Unterfamilien zum Ausdruck bringen. Dagegen mußte anderseits das Resultat der Entwicklung der Gäste des Mimikrytypus ein sehr mannigfaltiges sein; denn die auf Täuschung des Tastsinns der Wirte berechnete Mimikry gestattet ihrer Natur nach die verschiedensten Grade und die verschiedensten Einzelausführungen der Mimikryformen. Wie jene von der Anpassung geleitete Entwicklung in den einzelnen Fällen verlaufen ist, darüber vermögen wir allerdings nur Vermutungen aufzustellen. So viel dürfte sich jedoch aus den obigen Ausführungen zuverlässig ergeben, daß die Entwicklungstheorie auf diesem Gebiete wahrhaft befriedigende Erklärungsversuche zu bieten vermag, während die Konstanztheorie gar nichts zu „erklären“ im stande ist.

Ziehen wir nun noch einen Vergleich zwischen den *Eciton*-Gästen des tropischen und subtropischen Amerika und den *Atta*-Gästen desselben Faunengebietes. Die *Atta* gehören gleich den *Eciton* zu den dominierenden Formen in der neotropischen Ameisenfauna, welche ihr eigentümliches Gepräge durch diese Gattungen erhält; zugleich spielen dieselben eine wahre Großmachtrolle im Kampfe ums Dasein, *Eciton* als Bekrieger der übrigen Insektenwelt, *Atta* als Bekrieger der Pflanzenwelt. Während die *Eciton* räuberische Wanderameisen sind, sind die *Atta* Blattschneiderameisen und Pilzzüchter. Während erstere meist gar keine dauernden Nester haben, besitzen letztere große Nester von manchmal ungeheurer unterirdischer Ausdehnung, wo sie die eingetragenen Blattstücke zur Kultur einer Pilzart *(Rhozites gongylophora)* verarbeiten, welche sie als Nahrungsmittel für sich und für ihre Brut verwerten. Da die Käferfamilie der Kurzflügler in modernden Pflanzenstoffen ihren Lieblingsaufenthalt hat, sollte man erwarten, daß die Zahl der ausschließlich attophilen Staphylinidengattungen eine weit größere sei als die Zahl der ausschließlich ecitophilen Gattungen derselben Käferfamilie. Dies ließe sich um so mehr voraussetzen, da die Gesellschafter, welche in den *Atta*-Nestern sich niederlassen, viel weniger Gefahr laufen, von ihren eigenen Wirten gefressen zu werden, als die Begleiter der räuberischen Wanderameisen. Wenn daher die Gäste ursprünglich für ihre betreffenden Wirte „unmittelbar geschaffen“ worden wären, so müßten wir eine große Zahl eigentümlicher attophiler Kurzflüglergattungen finden und nur eine geringe Zahl ecitophiler.

Was sagen hierzu die Tatsachen? Sie zeigen uns das gerade Gegenteil von jener Voraussetzung verwirklicht. Unter den bisher bekannten 21 Kurzflüglergattungen, welche gesetzmäßig in der Gesellschaft von *Eciton* lebende Arten umschließen, sind 20 eigene Gattungen, welche ausschließlich aus *Eciton*-Gästen bestehen, und bloß eine einzige

Gattung *(Myrmedonia)*, welche außer den ecitophilen Arten auch solche umfaßt, die teils bei andern Ameisen, teils überhaupt nicht in Gesellschaft von Ameisen leben. Dagegen sind unter den ungefähr zwölf Kurzflüglergattungen, welche *Atta*-Gäste enthalten, nur zwei Gattungen *(Attonia* und *Smilax)*, welche ausschließlich attophil sind, während alle übrigen Gattungen neben den attophilen Arten auch solche umschließen, die entweder bei andern Ameisen oder überhaupt gar nicht bei Ameisen leben. Diese Tatsachen reden eine deutliche Sprache. Sie weisen uns darauf hin, daß die Gesetze der Anpassung es sind, welche die so verschiedene Verteilung der Gäste von *Eciton* und *Atta* bedingen. Gerade weil die Wanderameisen gefräßige und außerordentlich bewegliche Insektenräuber sind, deshalb haben sie so viele eigentümliche Gastgattungen, die sich ihnen angepaßt haben, um nicht bloß nicht selber vernichtet zu werden, sondern überdies aus der Bundesgenossenschaft mit jenen Räubern einen reichlichen Beuteteil zu gewinnen. Und gerade weil die Blattschneiderameisen friedliche Blattschneider und Pilzzüchter sind, deshalb haben sie so wenige eigentümliche Gastgattungen trotz der günstigen Existenzbedingungen, die sich für die Familie der Kurzflügler in den *Atta*-Nestern bieten.

Die Gesetzmäßigkeit, welche dieser scheinbar so paradoxen Erscheinung zu Grunde liegt, läßt sich in biologischer Sprache folgendermaßen kurz ausdrücken: Für die *Eciton*-Gäste bestand eine viel größere Anpassungsnotwendigkeit als für die *Atta*-Gäste. Durch die größere Anpassungsnotwendigkeit ward aber auch die größere Anpassungshäufigkeit und der höhere Anpassungsgrad der *Eciton*-Gäste gegenüber den *Atta*-Gästen bedingt. Diese Gesetzmäßigkeit wird aber nur durch die Entwicklungstheorie erklärt, nicht durch die Konstanztheorie, welche keine auf Anpassung beruhende Umbildung der systematischen Arten zuläßt.

Es scheint mir somit wirklich, daß die Entwicklungstheorie nicht bloß „etwas Bestechendes" habe für die Erklärung derartiger Tatsachen, sondern daß sie auch einzig im stande sei, dieselben wirklich befriedigend zu erklären, wenngleich wir das wie der betreffenden Entwicklungsvorgänge noch nicht so genau anzugeben vermögen, als wir es bei der Differenzierung der *Dinarda*-Arten vermochten.

Immerhin sollen über die Gesetze, welche die Entwicklung der Dorylinen-Gäste des Mimikrytypus leiteten, wenigstens einige Andeutungen beigefügt werden. Die äußere Direktive der mannigfaltigen Entwicklungseinrichtungen, die schließlich in so extremen Formen wie *Mimeciton*, *Ecitophya*, *Dorylomimus*, *Dorylostethus* usw. gipfelten, wurden wahrscheinlich durch die Naturzüchtung geboten, indem unter den Begleitern jener Wanderameisen eben solche Formen, die durch die Ähnlichkeit der Gestalt und namentlich der Fühlerbildung mit ihren Wirten den Fühlertastsinn der

letzteren erfolgreich zu täuschen vermochten, besonders günstige Lebensverhältnisse fanden; sie waren nicht bloß vor den Angriffen ihrer eigenen Wirte besser geschützt, sondern vermochten auch an der Beute derselben, die hauptsächlich in Kerbtieren besteht, reichlicheren Anteil zu nehmen, ja sogar an der Brut ihrer eigenen Wirte nebenbei ungestraft zu zehren. Das Zustandekommen jener Entwicklungseinrichtungen läßt sich jedoch durch die Naturzüchtung allein keineswegs erklären; denn das Material zu ihrer Auslese mußte durch die bereits vorhandenen Gestaltungsrichtungen jener Käfergattungen geliefert werden. Anderseits dürfen wir jene Gestaltungsrichtungen nicht etwa bloß im Sinne allgemeiner Wachstumsgesetze auffassen, wie die Eimersche Orthogenesis es tut; denn die Wachstumsgesetze der ursprünglichen Stammformen jener Käfergattungen konnten nur wenig verschieden sein von denjenigen ihrer nächsten systematischen Verwandten aus der Familie der Kurzflügler. Weshalb gerade die Gäste des Mimikrytypus zu so außerordentlich mannigfaltigen, sowohl von ihren Stammformen als untereinander systematisch so weit verschiedenen Gattungen sich differenziert haben, dafür können wir in den allgemeinen Wachstumsgesetzen der Staphyliniden keinen ausreichenden Erklärungsgrund finden. Wir müssen daher annehmen, daß die Entwicklungseinrichtungen der Stammformen der Gäste des Mimikrytypus durch ihre innere Anpassungsfähigkeit an neue biologische Verhältnisse in hohem Grade beeinflußt und modifiziert wurden, so daß spontane Abweichungen von der ursprünglichen Gestalt eintraten, welche die Richtung zum Mimikrytypus einschlugen, und zwar verschiedene Richtungen je nach der Verschiedenheit der Wirtsgattungen und Arten, bei denen sie lebten. Die weitere Ausbildung dieser Entwicklungseinrichtungen kann ferner nicht durch allmähliche Häufung unzähliger ganz geringfügiger Variationen erfolgt sein, wie der Darwinismus es verlangt. Sonst brauchten wir für die Entstehung einer einzigen Gattung wie *Mimeciton* einen Zeitraum von mindestens Hunderttausenden von Jahren. Minimale Variationen konnten ja auch im Kampfe ums Dasein hier kaum von Nutzen sein, weil sie den Fühlertastsinn der Ameisen nicht erfolgreich zu täuschen vermochten und deshalb den Gästen nichts nützten. Wir sind daher genötigt, eine mehr oder minder sprungweise Entwicklung der Gäste des Mimikrytypus nach Art der Mutationstheorie anzunehmen. So zeigt sich also auch hier die darwinistische Selektionstheorie als ebenso unzureichend wie die ihr direkt entgegengesetzte Eimersche Orthogenesis. Die innere Anpassungsfähigkeit des Organismus, welche auf äußere Einflüsse in zweckmäßiger Weise zu reagieren und zugleich die einmal erworbenen zweckmäßigen Abänderungen auch durch Vererbung konstant festzuhalten und weiterzubilden vermag, scheint mir die eigentliche Lösung dieses rätselhaften Entwicklungsprozesses zu bieten.

Es sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß insbesondere bei *Mimeciton* (Fig. 32) gewisse Eigentümlichkeiten sich finden, welche weder durch Naturzüchtung noch durch allgemeine Wachstumsgesetze erklärlich sind, so z. B. die Verwandlung der Netzaugen dieses Käfers in einfache Ocellen, die den einfachen Augen der Wirtsameise *(Eciton praedator)* gleichen, aber in der Grube der Fühlerbasis versteckt sind. Diese „exzessive Mimikry" der Augenbildung von *Mimeciton* ist um so merkwürdiger, da derselbe mit seinen Wirten häufig auch bei Tageslicht marschiert. Sie macht den Eindruck, als ob die einmal eingeschlagene nützliche Entwicklungsrichtung zum Mimikrytypus hier bis über die Grenze der Nützlichkeit hinaus noch weiter verfolgt worden sei, eine Erscheinung, welche Brunner v. Wattenwyl als „Hypertelie" bezeichnete.

Kehren wir nun zum Vergleiche zwischen der Konstanztheorie und der Deszendenztheorie zurück.

7. Die Verwandlung von Gästen der Wanderameisen in Termitengäste.

Vor kurzem wurde durch zwei meiner ostindischen Korrespondenten, P. Heim, Missionär im Ahmednagardistrikt, und P. Aßmuth, Professor an der Franz-Xaver-Hochschule in Bombay, eine interessante Entdeckung gemacht. Sie fanden nämlich im Nestinnern einer ostindischen Termitenart *(Termes obesus* Ramb.*)* neben vielen andern merkwürdigen Gästen derselben auch einen kleinen Käfer aus der Familie der Kurzflügler, der zur Unterfamilie der *Pygostenini* und zur Gattung *Doryloxenus* gehört. Diese Gattung stellt aber den vollkommensten Trutztypus der altweltlichen Dorylinengäste dar (vgl. die Tafel II, Fig. 1—2). Die spindelförmige, für die Ameisenkiefer unpackbare Körpergestalt des kleinen Tieres, seine kurzen, dicken, hornförmigen Fühler, namentlich aber die äußerst kurzen Beinchen, deren Tarsen sämtlich verkümmert und zu Haftorganen umgewandelt sind, alle diese morphologischen Eigentümlichkeiten weisen uns auf die Lebensweise dieses Käfers bei Wanderameisen, nicht aber bei Termiten hin. Zudem sind sämtliche übrigen Arten der Gattung *Doryloxenus*, deren Lebensweise bisher bekannt ist, tatsächlich Gäste der afrikanischen Wanderameisen *Dorylus* und *Anomma.* Unser neuer Termitengast gleicht so sehr dem bereits früher (S. 234, Fig. 35) abgebildeten *Doryloxenus Lujae,* von dem er sich hauptsächlich durch bedeutendere Größe (2 mm) unterscheidet, daß wir zu seiner Kenntnisnahme nur die Photographie (Taf. II, Fig. 1) mit jener Zeichnung zu vergleichen brauchen. Ferner fügen wir hier die stark vergrößerte mikroskopische Zeichnung des Vorderfußes von *Doryloxenus* (Taf. II, Fig. 2) bei; derselbe ist ungegliedert, stummelförmig, mit langen Stacheln und zahlreichen feinen, weißen, trichterförmigen Hafthaaren besetzt, welche dem kleinen Käfer dazu dienen, an der Brut seiner Wirte oder

an diesen selbst sich festzuklammern und so als Reiter die Heereszüge seiner langbeinigen, unsteten Wirtsameisen zu begleiten[1].

Meine Überraschung über die Entdeckung eines termitophilen *Doryloxenus* in Ostindien war daher leicht begreiflich. Wie sollte es denn möglich sein, daß ein Käfer, dessen ganze Körperbildung vom Kopf bis zur Zehe einen Gast der Wanderameisen bekundet, und dessen Gattungsgenossen auch tatsächlich als Reiter auf afrikanischen Wanderameisen leben, in Ostindien als stiller Klausner in den Lehmbauten von Termiten sich aufhalte? Bei der ersten Sendung von ostindischen Termitengästen, die diesen Käfer enthielt, glaubte ich daher einen Irrtum von seiten meines Korrespondenten annehmen zu müssen; ich schrieb ihm sofort, er müsse sich wohl vergriffen haben, indem er einen Gast indischer Wanderameisen zufällig in ein Gläschen mit Termiten gesteckt habe. Aber der Irrtum war auf meiner Seite. Weitere Sendungen meiner beiden Korrespondenten bewiesen unwiderleglich, daß der neue *Doryloxenus* sowohl im Distrikt von Ahmednagar wie in jenem von Bombay ein ganz gesetzmäßiger, ziemlich häufiger Gast von *Termes obesus* sei. Wie ist dieses biologische Rätsel zu lösen?

Die einzige annehmbare Lösung scheint mir folgende zu sein. In Ostindien spielen die Wanderameisen aus der Unterfamilie der Dorylinen in der Gegenwart keineswegs mehr eine so hervorragende biologische Rolle wie in Afrika. Wahrscheinlich waren jedoch früher, als in der Tertiärzeit Ostindien und Mittelafrika noch einen zusammenhängenden indisch-afrikanischen Kontinent bildeten, die betreffenden Verhältnisse in Ostindien denjenigen des heutigen Afrika ähnlicher, so daß damals die indischen Wanderameisen eine ebenso bedeutende Großmacht im Kampfe ums Dasein in der Insektenwelt darstellten wie gegenwärtig in Afrika. Jene Kurzflügler, welche als Gäste des Trutztypus den altweltlichen Dorylinen sich anpaßten und auf diesem Wege zu einer eigenen systematischen Unterfamilie *(Pygostenini)* sich ausgestalteten, waren auch in Indien ohne Zweifel ursprünglich ausschließlich Gäste von Wanderameisen; denn ihre Anpassungscharaktere, namentlich aber jene der Gattung *Doryloxenus*, lassen keine andere ursächliche Erklärung zu. Was geschah nun, als Ostindien von Afrika sich dauernd getrennt hatte und die biologische Bedeutung der dortigen Wanderameisen allmählich herabsank, so daß wir daselbst heute keine Dorylinen mehr finden, welche umfangreiche oberirdische Raubzüge veranstalten?[2]

---

[1] Neuerdings hat P. H. Kohl am oberen Kongo zwei verschiedene *Doryloxenus*-Arten auf Treiberameisen reitend gefunden, und Luja fing eine andere *Doryloxenus*-Art am Zambesi auf Treiberameisen, die gerade einen Bach überschritten (vgl. Zur näheren Kenntnis der Gäste der Treiberameisen 2c. 650 u. 667).

[2] Unterirdisch lebende Dorylinen aus den Gattungen *Dorylus* und *Aenictus* sind auch heute noch in Ostindien zahlreich vertreten.

Dieser biologische Wechsel konnte nicht ohne Einfluß bleiben auf die angestammten Gäste der indischen Dorylinen, die an den Raubzügen ihrer Wirte teilnehmen und von dem Ertrage derselben leben. Für manche dieser Gäste konnte es daher vorteilhaft werden, jetzt ein anderes Unterkommen zu suchen. Aber wohin sollten sie sich wenden? Die Termitennester, deren weichhäutige Bewohner den Kiefern der Wanderameisen nur wenig Widerstand zu leisten vermögen und zudem eine vortreffliche Beute für diese Räuber bilden, werden von den Wanderameisen mit Vorliebe überfallen und ausgeraubt[1], und auf diesen Raubzügen gehen auch die Dorylinengäste mit; das ist heute noch in den Tropen der Fall. Wir brauchen somit bloß anzunehmen, daß einzelne Exemplare einer indischen *Doryloxenus*-Art bei einem Überfall auf ein Nest von *Termes obesus* in letzterem zurückblieben und den Stamm zu einer neuen termitophilen *Doryloxenus*-Art lieferten. An reichlicher Nahrung konnte es diesen kleinen Raubkäfern inmitten der Termitenbrut nicht fehlen. Ihr erblicher Trutztypus war ihnen zwar nicht mehr so nötig wie früher, aber er bot ihnen auch unter den neuen Lebensverhältnissen einen mehr als hinreichenden Schutz gegen die Kiefer der Soldaten und Arbeiter ihrer Wirte. Die kurzen Beinchen, deren Tarsen zu Haftorganen umgebildet sind, konnten ihnen in Gesellschaft der Termiten jedenfalls nicht hinderlich sein; ja sie gewähren ihnen sogar einen Vorteil für die Verbreitung der Art, indem sich die Käfer an die geflügelten Termiten leichter anklammern können, wenn diese zur Gründung neuer Kolonien aus dem Heimatneste ausschwärmen; hieraus ist es wohl begreiflich, weshalb die eigentümliche Tarsenbildung von *Doryloxenus* auch bei der neuen termitophilen Art beibehalten wurde.

So ungefähr gestaltet sich die hypothetische Stammesgeschichte dieses interessanten indischen *Doryloxenus*, den ich für einen Überläufer aus der Gesellschaft der Wanderameisen halte: daher wurde er von mir *Doryloxenus transfuga* wissenschaftlich benannt.

Man könnte hierauf vielleicht erwidern, diese biologische Metamorphose, durch welche ein Wanderameisengast zu einem Termitengast geworden sein soll, klinge wie ein Märchen aus „Tausend und einer Nacht"; man könnte sie vielleicht auch mit einer erbaulichen Geschichte aus einem alten buddhistischen Legendenbuche vergleichen, in welcher ein Räuber beim Überfall auf ein friedliches Bonzenkloster sich bekehrte und in dem Kloster zurückblieb, um für die Sünden seiner ehemaligen Raubgenossen Buße zu tun.

[1] E. Lujas neueste Beobachtungen am unteren Kongo bestätigen dies. Er fand Kolonien eines unterirdisch lebenden *Dorylus (D. fulvus-dentifrons)* an der Basis von Termitennestern (von *Acanthotermes spiniger-Lujae*) mit dem Plündern der Termitenbauten beschäftigt (vgl. Zur näheren Kenntnis der Gäste der Treiberameisen ꝛc. 673).

Aber wir finden trotzdem schwerlich eine andere natürliche Erklärung als die obige für die Tatsache, daß es in Ostindien gesetzmäßige Termitengäste aus der dorylophilen Käfergattung *Doryloxenus* gibt. Die Konstanztheorie vermag uns dieses Rätsel nicht zu lösen. Wir stehen daher nur vor der Wahl, entweder hier ein unbegreifliches „Naturspiel" anzunehmen oder aber zu gestehen: Es hat in Ostindien vor verhältnismäßig kurzer Zeit innerhalb der Gattung *Doryloxenus* ein Wirtswechsel stattgefunden, durch den ein ehemaliger Gast von Wanderameisen zu einem Termitengast wurde. Wenn aber zwischen Dorylinengästen und Termitengästen, deren Wirte eine völlig verschiedene, ja diametral entgegengesetzte Lebensweise führen, ein Wirtswechsel stattfinden kann, so ist damit genugsam angedeutet, daß die Ameisengäste und Termitengäste überhaupt aus Formen hervorgegangen sein können, welche ursprünglich weder myrmekophil noch termitophil waren, sondern sich ihren Wirten erst durch einen kürzeren oder längeren Entwicklungsprozeß angepaßt haben.

In dem oben erwähnten Falle des *Doryloxenus transfuga* zeigte sich mit dem Wechsel seiner Lebensweise nur eine geringe morphologische Veränderung verbunden; der Käfer ist seiner Körperbildung nach auch als Termitengast fast derselbe geblieben, der er als Dorylinengast gewesen war. Dies erklärt sich aus zwei Umständen: erstens, der Wirtswechsel erforderte hier keine rasche Änderung der schon vorhandenen Anpassungscharaktere, weil letztere auch für die neue Lebensweise ziemlich gut paßten; zweitens, sein Übergang in die Gesellschaft der Termiten aus derjenigen der Wanderameisen erfolgte erst nach der Tertiärepoche, also — geologisch gesprochen — vor kurzer Zeit.

Bevor wir von *Doryloxenus transfuga* scheiden, müssen wir noch einige Bestätigungen und Erweiterungen der eben dargelegten Hypothese hier mitteilen[1]. Spätere Sendungen von P. Heim und P. Aßmuth aus Ostindien ergaben das überraschende Resultat, daß nicht nur eine, sondern sogar zwei untereinander spezifisch verschiedene *Doryloxenus*-Formen in den Nestern von *Termes obesus* und ihrer Rasse *T. wallonensis* leben (*Doryl. transfuga* [vgl. Fig. 36 und Tafel II, Fig. 1] und *termitophilus*), und zwar in manchen Nestern zahlreich; sie halten sich (ebenso wie *Termitodiscus Heimi* und die noch zu erwähnenden *Discoxenus*-Arten) meist bei der Termitenbrut in den Pilzgärten jener

[1] Zur Literatur vgl. die oben S. 220 A. 1 zitierten Arbeiten: Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen aus Ceylon usw. 158; Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen usw. 614—616 u. 651—652. Die Beschreibung der beiden termitophilen *Doryloxenus*-Arten sowie der neuen Gattung *Discoxenus* und ihrer beiden Arten s. in der letzteren Arbeit 654—656.

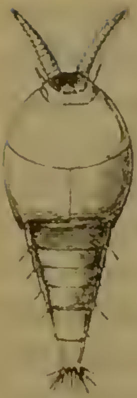


Fig 36. *Doryloxenus transfuga* Wasm. (Ostindien.) (15fach vergr.)



Fig. 37. *Discoxenus lepisma* Wasm. (Ostindien.) (15fach vergrößert.)

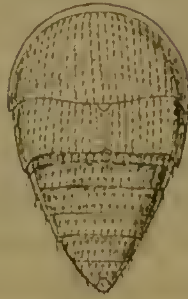


Fig. 38. *Termitodiscus Heimi* Wasm. (Ostindien.) (15fach vergrößert.)

Termitenbauten auf. Hiermit ist die Gesetzmäßigkeit des Vorkommens von *Doryloxenus*-Arten in den Termitennestern Mittelindiens (im Ahmednagardistrikt und im Bombaydistrikt) vollkommen bestätigt und zugleich auch die Erklärung ihrer termitophilen Anpassung vervollständigt worden. Als ich nämlich jene beiden *Doryloxenus* näher untersuchte, stellte sich heraus, daß sie trotz der Beibehaltung ihrer dorylophilen Anpassungscharaktere, die sie mit den bei *Anomma* und *Dorylus* in Afrika lebenden Arten derselben Gattung gemein haben, doch schon in einigen Punkten, namentlich in der Beborstung, in der Skulptur der Körperoberfläche und insbesondere in der Kopfbildung, von letzteren abweichen. Der Vorderkopf ist tief herabgedrückt, als ob derselbe bereits im Begriffe stände, auf die Unterseite des Körpers zu wandern, wo er bei den folgenden Gattungen bereits endgültig angelangt ist. Unter den von den PP. Heim und Aßmuth in denselben Termitennestern gefangenen Gästen befindet sich nämlich überdies eine neue Gattung von Kurzflüglern (Aleocharinen?), die ich kürzlich als *Discoxenus* (Fig. 37) beschrieb, und die eine sonderbare Mischung der kegelförmigen Körpergestalt von *Doryloxenus* (Fig. 36) mit der scheibenförmigen Gestalt von *Termitodiscus* (Fig. 38) darstellt. Auch von dieser neuen Gattung *Discoxenus* fanden sich zwei verschiedene Arten vor: *Discoxenus lepisma* (Fig. 37) und *Assmuthi*. Das Merkwürdige an dieser neuen Gattung ist, daß sie, wie die Figuren 36—38 zeigen, genau in der Mitte steht zwischen den Gattungen *Doryloxenus* (Fig. 36) und *Termitodiscus* (Fig. 38), von denen die letztere den vollkommensten „Trutztypus" der ostindischen termitophilen Kurzflügler repräsentiert, indem der Körper scheibenförmig erweitert und flachgedrückt ist und die kurzen Extremitäten des Tieres ganz verbirgt[1]. Bei *Discoxenus* (Fig. 37) ist der Hinterleib noch kegelförmig wie bei *Doryloxenus* (Fig. 36), der Vorderkörper jedoch bereits breit scheibenförmig, ähnlich *Termitodiscus*

[1] Die Beschreibung von *Termitodiscus Heimi* s. in meiner Arbeit: Neue Termitophilen und Myrmekophilen aus Indien (Deutsche Entomolog. Zeitschrift 1899, I 145—180 u. Taf. I—II) 147 u. Taf. I, Fig. 1.

(Fig. 38). Der Kopf liegt schon ganz auf der Unterseite des Halsschildes wie bei *Termitodiscus* (Fig. 38), aber die langen, spindelförmigen Fühler (Fig. 37) gleichen noch jenen von *Doryloxenus* (Fig. 36) und ragen unter dem Kopfe weit vor, während sie bei *Termitodiscus* sehr kurz und ruderförmig plattgedrückt sind. Die Füße von *Discoxenus* haben normale, 4gliedrige Tarsen wie bei *Termitodiscus*, nicht eingliedrige, zu Haftorganen umgewandelte wie bei *Doryloxenus*. *Discoxenus* ist somit — vergleichend morphologisch betrachtet — eine Übergangsform von *Doryloxenus* zu *Termitodiscus*.

Diese neuen Entdeckungen vervollständigen wesentlich die oben entwickelte Hypothese, nach welcher Arten der ursprünglich dorylophilen Gattung *Doryloxenus* zur termitophilen Lebensweise übergingen. Die erste Etappe jenes Anpassungsprozesses stellen die beiden ostindischen *Doryloxenus*-Arten dar, die in Termitennestern leben; die zweite Etappe bilden die ebendort vorkommenden beiden *Discoxenus*-Arten, und die dritte Etappe endlich *Termitodiscus Heimi*, der in allen Nestern jener selben ostindischen Termiten sehr häufig ist.

Wir haben somit gute Gründe für die Annahme, daß die ostindischen Termitengäste der Gattung *Termitodiscus* von *Discoxenus*-ähnlichen Vorfahren abstammen, und diese ihrerseits wieder aus dem Stamme von *Doryloxenus* entsprungen sind. Mit andern Worten: Die Entwicklung des Trutztypus der ostindischen termitophilen Kurzflügler, die in *Termitodiscus* ihren Höhepunkt erreicht hat, ging wahrscheinlich von *Doryloxenus*-Arten aus, welche bei Raubzügen von Wanderameisen in die Termitennester gelangt sind. Die Termiten hätten sich demnach bei den Wanderameisen dafür zu bedanken, daß sie ihnen nicht bloß einige *Doryloxenus* abgetreten, sondern ihnen überdies auch die hübschen Gastgattungen *Discoxenus* und *Termitodiscus* aus derselben Quelle geliefert haben.

Da wir heute noch die drei Gattungen *Doryloxenus, Discoxenus* und *Termitodiscus* nebeneinander in denselben ostindischen Termitennestern vorfinden, müssen wir vom entwicklungstheoretischen Standpunkte aus wahrscheinlich annehmen, daß *Doryloxenus*-Arten dreimal, und zwar in drei verschiedenen Zeitepochen, zur termitophilen Lebensweise übergingen. Der letzten jener drei Übergangsepochen entstammen die beiden termitophilen *Doryloxenus*-Arten Ostindiens; dieser Übergang kann, wie bereits oben ausgeführt wurde, erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit, vielleicht während der Diluvialperiode, stattgefunden haben, weil die betreffenden Arten ihre ursprünglichen dorylophilen Anpassungscharaktere noch bewahrt haben. Die zweite Übergangsepoche, aus welcher die von *Doryloxenus* schon weit verschiedene ostindische Gattung *Discoxenus* hervorging, muß geologisch weiter zurückliegen und ist vielleicht in das Ende der Tertiärzeit

zu setzen. Die erste und älteste Übergangsepoche endlich, deren Produkt die heutige Gattung *Termitodiscus* darstellt, ist geologisch noch weiter zurückzuverlegen, vielleicht in die mittlere Tertiärzeit; denn die Gattung *Termitodiscus* zeigt sich trotz mancher Anklänge an *Discoxenus* doch in der Entwicklung des termitophilen Trutztypus viel weiter fortgeschritten als letztere. Für das hohe Alter dieses ersten Übergangs von *Doryloxenus*-Verwandten zur termitophilen Lebensweise spricht auch die Tatsache, daß in Südafrika ebenfalls zwei *Termitodiscus*-Arten *(T. splendidus* und *Braunsi)* bei zwei verschiedenen dortigen Termitenarten *(Termes vulgaris* und *tubicola)* leben, während die Gattung *Discoxenus* aus Afrika noch nicht bekannt ist und auch keine termitophilen *Doryloxenus*-Arten bisher in dem schwarzen Erdteil entdeckt wurden. Vielleicht werden diese Lücken auch für Afrika durch spätere Forschungen noch ausgefüllt. Sonst müssen wir eben annehmen, daß in Afrika nur ein einmaliger Übergang von Dorylinengästen zur termitophilen Lebensweise stattfand, und daß aus diesem Übergang, dem ältesten der drei obenerwähnten, die Gattung *Termitodiscus* hervorgegangen ist, bevor noch die Trennung des afrikanischen vom indischen Kontinente erfolgte[1]; daraus würde sich erklären, weshalb die Gattung *Termitodiscus* heute noch beiden Kontinenten gemeinsam ist. Wir hätten somit bei dieser Voraussetzung für Afrika und Ostindien einen gemeinsamen ältesten, und für Ostindien allein zwei besondere neuere Übergänge von *Doryloxenus*-Verwandten zur termitophilen Lebensweise anzunehmen. Vom biologischen Standpunkte aus stehen der Annahme einer mehrmaligen Wiederholung jenes Übergangs keine größeren Schwierigkeiten entgegen als der Annahme eines einmaligen, für den wir doch durch die beiden termitophilen *Doryloxenus*-Arten Ostindiens einen sehr schwerwiegenden Grund haben.

Es liegt übrigens auf der Hand, daß die wirkliche Stammesverwandtschaft der in Termitennestern lebenden ostindischen *Doryloxenus*-Arten mit ihren die Wanderameisen begleitenden Gattungsgenossen einen viel höheren Grad der Wahrscheinlichkeit besitzt als die Stammesverwandtschaft von *Discoxenus* mit *Doryloxenus*, und diese wiederum einen höheren Grad von Wahrscheinlichkeit als die Stammesverwandtschaft von *Termitodiscus* mit *Doryloxenus* durch Vermittlung von *Discoxenus*. Auch hier bestätigt sich somit, daß, je größer die systematische Verschiedenheit der betreffenden Formen ist, auch die Gründe für ihre gemeinsame Abstammung um so schwächer

[1] Da in der mittleren Tertiärzeit sowohl die Ameisenfauna als die Termitenfauna bereits sehr reich entwickelt waren und die Mehrzahl der heutigen Gattungen derselben schon damals existierte, stehen jener Annahme keine paläontologischen Schwierigkeiten im Wege.

werden[1]. Trotzdem können wir es immerhin als eine recht wahrscheinliche Hypothese bezeichnen, daß die indisch-afrikanischen Gäste des Trutztypus der termitophilen Kurzflügler, die durch die Gattungen *Termitodiscus* und *Discoxenus* repräsentiert werden, stammesgeschichtlich zurückzuführen sind auf das Eindringen von Dorylinengästen in die Termitennester, welches bei Raubzügen der Wanderameisen zu verschiedenen Zeiten erfolgte.

8. Die Familie der Keulenkäfer (Clavigeriden).

Wir wollen uns nun zur Familie der Keulenkäfer (Clavigeriden; Tafel II, Fig. 3, 5, 6) wenden und sehen, wie diese sich zur Konstanztheorie und zur Entwicklungstheorie verhalten.

Der kleine gelbe Keulenkäfer (*Claviger testaceus* Preyssl.; Tafel II, Fig. 3) ist derjenige echte Ameisengast unserer einheimischen Fauna, dessen Lebensweise am längsten bekannt ist. Schon 1818 veröffentlichte P. W. J. Müller[2] ganz klassische Beobachtungen über seine gastlichen Beziehungen zur kleinen gelben Wiesenameise *(Lasius flavus)*; trotzdem herrscht, nebenbei bemerkt, heute noch völliges Dunkel darüber, wie und wo die Larven dieses Käfers leben. Die Verwandten unseres Keulenkäfers zählen bereits über 100 beschriebene Arten aus allen Weltteilen, die sich auf ungefähr 30 verschiedene Gattungen verteilen. Alle Vertreter dieser Familie sind echte Ameisengäste, die bei Wirten aus den verschiedensten Gattungen des Ameisenstammes gastlich gepflegt werden. Wir führen unsern Lesern auf der am Schlusse des Buches eingefügten Tafel II außer dem einheimischen *Claviger testaceus* (Fig. 3), noch zwei sehr merkwürdige Clavigeriden aus Madagaskar im photographischen Bilde vor: *Paussiger limicornis* (Fig. 5) und *Miroclaviger cervicornis* Wasm. (Fig. 6). Letzterer ist das größte Mitglied der ganzen Familie, d. h. 4 mm lang, also unter seinesgleichen ein Riese, und durch die sonderbaren geweihförmigen Fühler ausgezeichnet.

Das echte Gastverhältnis sämtlicher Keulenkäfer ist gleichsam schon in ihrem Familienkleide (vgl. Tafel II, Fig. 3, 5, 6) ausgeprägt. Alle Arten besitzen eine lebhaft rotgelbe oder rote, fettglänzende „Symphilenfärbung“ (Färbung der echten Gäste); sie haben verkümmerte Taster, die Zahl ihrer Fühlerglieder ist erheblich reduziert; an der Basis des Hinterleibes, dessen erstes Rückensegment alle andern zusammen an Umfang übertrifft, besitzen sie eine mehr oder minder ausgedehnte Exsudatgrube, welche von den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsbasis und der Flügeldeckenspitze umgeben oder überragt

[1] Vgl. hierüber im 8. Kapitel S. 194.

[2] Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung *Claviger* (Germars Magazin der Entomologie III [1818] 69—112).

wird (vgl. hierzu besonders Tafel II, Fig. 6). Alle diese Familienmerkmale der Keulenkäfer, durch die sie sich von ihren nächsten systematischen Verwandten, den Tasterkäfern (Pselaphiden), unterscheiden, sind aber nichts weiter als Anpassungscharaktere an das echte Gastverhältnis. Bei den Tasterkäfern, als deren Repräsentant wir den *Pselaphus Heisei* hier photographiert haben (Tafel II, Fig. 4), finden wir namentlich lange, stark entwickelte Kiefertaster (t in Fig. 4); daher ihr Familienname. Bei den Keulenkäfern (Tafel II, Fig. 3, 5, 6) dagegen sind diese Organe, die zur selbständigen Nahrungssuche und Nahrungsprüfung dienen, vollständig verkümmert, weil ihre Besitzer sich eben aus dem Munde ihrer Wirte füttern lassen und daher der selbständigen Nahrungssuche überhoben sind. Ferner ist die Zahl der Fühlerglieder bei den Keulenkäfern eine viel geringere als bei den Tasterkäfern, weil erstere ihre Fühler hauptsächlich als Organe des Verkehrs mit den Ameisen gebrauchen; daher müssen sie kürzer und kräftiger sein und nehmen häufig die Gestalt eines Zepters, eines Taktstockes oder einer Keule an (vgl. Tafel II, Fig. 4 mit 3, 5, 6): deshalb der Familienname „Keulenkäfer". Eine verminderte Gliederzahl der Fühler erhöht die Energie der Fühlerschläge, da diese Organe sich dann weniger in sich selber biegen können; da die Ameisen ferner ihre kleinen Gäste häufig an den Fühlern packen und fortziehen oder forttragen, ist die Verringerung der Zahl der Fühlerglieder auch von großem Vorteil für die Widerstandsfähigkeit gegen das Abbrechen dieser wichtigen Gebilde. Daß die gelben Haarbüschel und die Grube der Abdominalbasis bei den Keulenkäfern (vgl. Tafel II, Fig. 3, 5, 6)[1] ein Anpassungscharakter an das echte Gastverhältnis sind, bedarf keiner weiteren Erörterung; denn diese Organe dienen ja zur Absonderung des für die Ameisen so angenehmen Genußmittels, dessentwegen die Gäste von ihren Wirten beleckt werden; wahrscheinlich handelt es sich um einen Fettäther oder um ein ähnliches flüchtiges Fettprodukt, das den unter jenen Organen liegenden Exsudatgeweben (Fettgewebe und eigentümliches Drüsengewebe) entstammt[2]. Ebenso ist auch die fettglänzende, rotgelbe Färbung der Keulenkäfer eine unmittelbare Folge

[1] Auf dem Photogramm unseres kleinen gelbroten Keulenkäfers (Tafel II, Fig. 3) sind die beiderseits an der Spitze der Flügeldecken stehenden größeren gelben Haarbüschel nur schwer sichtbar. Sehr schön sieht man sie dagegen auf dem Photogramm des Hirschhorn-Keulenkäfers von Madagaskar (Tafel II, Fig. 6): zwei große gelbe Haarbüschel überschatten die halbkreisförmige Exsudatgrube an der Basis des Hinterleibes; zwei ebenfalls sehr große gelbe Haarbüschel finden sich jederseits an der Spitze der Flügeldecken; eine Reihe kleinerer Haarpinsel umsäumt den Seitenrand des Hinterleibes, und sogar die Fühler tragen an ihrer unteren Hälfte Kränzchen steifer gelber Borsten.

[2] Nähere anatomisch-histologische Untersuchungen über das Exsudatgewebe von *Claviger testaceus* vgl. in meiner Arbeit: Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Biolog. Zentralblatt 1903, Nr 5, 201—206).

ihres Reichtums an jenem Exsudatgewebe, welches die anatomische Grundlage ihres echten Gastverhältnisses bildet. Endlich hängt auch die auffallende Vergrößerung des ersten freien Rückensegments der Clavigeriden mit demselben Gastverhältnisse zusammen; denn je größer dieses Segment ist, desto umfangreicher kann auch die Exsudatgrube werden, die ihm angehört. Wir können also mit vollem Rechte sagen: *Alle systematischen Unterscheidungsmale der Keulenkäfer gegenüber den Tasterkäfern enthüllen sich einfachhin als Anpassungscharaktere an das echte Gastverhältnis.*

Nun ist aber die Familie der Keulenkäfer durch eine Reihe von Übergangsgliedern mit den Tasterkäfern verbunden, so daß wir bei manchen exotischen Gattungen der letzteren bald in diesem bald in jenem Merkmal eine auffallende Annäherung an die ersteren finden. Daher betrachtet man mit *Raffray* die Keulenkäfer vielfach nur als eine systematische *Unterfamilie* der Tasterkäfer, obwohl die *typischen Clavigeriden* von den *typischen Pselaphiden* meilenweit verschieden sind.

Vom Standpunkt der *Entwicklungslehre* aus ist diese Erscheinung leicht begreiflich. Wenn die Keulenkäfer ursprünglich aus Tasterkäfern hervorgegangen sind, so geschah dies auf dem Wege einer stufenweise fortschreitenden Anpassung. Die verschiedenen Gattungen der Keulenkäfer sind *ebensoviele Anpassungsstufen oder Anpassungsweisen* von ehemaligen Tasterkäfern an das echte Gastverhältnis zu den Ameisen. Die *Konstanztheorie* dagegen vermag uns keine einzige der obigen Erscheinungen der vergleichenden Morphologie ursächlich zu erklären. Sie nimmt dieselben als vollendete Tatsachen hin, indem sie die Ansicht vertritt, daß die verschiedenen Gattungen und Arten der Keulenkäfer samt ihren normalen Wirten ursprünglich so geschaffen worden seien, wie wir sie heute sehen. Die Weisheit und Macht des Schöpfers, zu deren Verherrlichung diese Hypothese dienen soll, zeigt sich jedoch unseres Erachtens in einem noch schöneren Lichte, wenn wir mit der Entwicklungstheorie annehmen, daß die wunderbar mannigfaltigen und zweckmäßigen morphologischen und biologischen Eigentümlichkeiten der Keulenkäfer *wirkliche Anpassungen an das echte Gastverhältnis sind, die durch natürliche Ursachen bewirkt wurden.*

Wie und auf welchem Wege im einzelnen die Gattungen und Arten der Keulenkäfer sich entwickelt haben, das wird uns die Entwicklungstheorie erst dann einigermaßen anzugeben vermögen, wenn wir die Lebensweise sämtlicher heute lebenden Keulenkäfer und ihre speziellen Beziehungen zu den betreffenden Wirtsameisen vollständig kennen, und wenn wir überdies auch die sämtlichen ausgestorbenen Vertreter derselben Familie als Fossilien entdeckt haben werden. Eine derartige Forderung heute schon an die Deszendenztheorie stellen zu wollen, wäre offenbar unvernünftig. Es sei hier

nur bemerkt, daß wir bereits aus dem mittleren Tertiär, aus dem baltischen Bernstein Ostpreußens, einen Tasterkäfer (*Tmesiphoroides cariniger* Motsch.) kennen, dessen reduzierte Fühlergliederzahl ein Übergangsglied zwischen den echten Tasterkäfern und den echten Keulenkäfern bildet. Wenn man ferner fragen sollte, wie denn die abenteuerliche, von der sonstigen Keulenform der Clavigeriden-Fühler so abweichende, geweihähnliche Fühlerbildung von *Miroclaviger cervicornis* (Fig. 6 auf Tafel II) entwicklungsgeschichtlich erklärbar sein soll, so möchten wir darauf hinweisen, daß gerade dieser Keulenkäfer bei sehr großen Ameisen Madagaskars (*Camponotus Radamae* var. *mixtellus* For.) lebt; die Verlängerung seiner Fühler ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß er mit so langbeinigen Wirten in gastlichen Verkehr treten muß; nur vermittelst sehr langer Fühler vermag er bis an den Kopf seiner Wirte hinaufzureichen, wenn er sie zur Fütterung auffordern will. Die merkwürdige Geweihform der Fühler jenes Riesenkeulenkäfers läßt sich jedoch auch durch dieses biologische Moment einstweilen nicht erklären, zumal sie bei einem andern madagassischen Keulenkäfer, *Apoderiger cervinus* Wasm., sowie bei einer Reihe von madagassischen Paussiden, bei *Paussus dama* Dohrn (Tafel III, Fig. 6), *elaphus* Dohrn und *cervinus* Kr. ebenfalls wiederkehrt. Weshalb gerade auf der altehrwürdigen Insel Madagaskar Ameisengäste aus verschiedenen Käferfamilien zur Geweihform der Fühler neigen, ist eines jener tiergeographischen Rätsel, die noch der biologischen Aufklärung harren.

9. Die hypothetische Stammesgeschichte der Fühlerkäfer (Paussiden).

(Hierzu Tafel III).

Mit der Familie der Ameisenkäfer (Paussiden) haben wir uns bereits in einer früheren Abhandlung[1] näher beschäftigt. Wir kamen dabei zum Schlusse, daß diese Käferfamilie sich nicht auf darwinistischem Wege entwickelt haben könne; anderseits zeigten wir jedoch damals schon, daß trotzdem eine hypothetische Stammesentwicklung der Paussiden anzunehmen sei, welche, im tiefsten Grunde zwar auf inneren Entwicklungsgesetzen beruhend, aber in ihrer Richtung durch die äußeren Anpassungsverhältnisse geleitet, zum Ursprung der verschiedenen Gattungen und Arten der tertiären Paussiden und von diesen durch Fortsetzung desselben Entwicklungsprozesses zu den heute lebenden Gattungen und Arten derselben Familie geführt haben müsse. Auch hier vermag uns die Konstanztheorie ursächlich nichts zu erklären, während die Entwicklungstheorie uns einen natürlichen Erklärungsgrund für die Entstehung der Anpassungscharaktere, durch welche die Paussiden zu echten Ameisenkäfern geworden sind, an die Hand gibt.

[1] Vgl. Stimmen aus Maria-Laach LIII (1897) 400 ff u. 520 ff.

Führen wir die einschlägigen Erscheinungen in Wort und Bild (Tafel III am Schlusse des Buches) nochmals kurz vor.

Die Paussiden heißen Ameisenkäfer wegen ihrer Lebensweise in den Ameisennestern, Fühlerkäfer dagegen wegen ihrer mächtig entwickelten Fühler, welche das wichtigste Kennzeichen dieser Familie bilden. Sie sind in 13 lebenden und 3 fossilen Gattungen (von denen 2 mit noch lebenden identisch sind) und in nahezu 300 Arten über die ganze Welt zerstreut [1].

Als nächste natürliche Verwandte der Paussiden sind die Laufkäfer (Carabiden) anzusehen. Diese von Burmeister, Raffray, Ganglbauer und Escherich vertretene Ansicht konnte ich durch meine anatomischen Untersuchungen an *Paussus cucullatus* bestätigen, indem auf den Schnittserien desselben sich zeigte, daß die Ovarien von *Paussus* gleich denjenigen der übrigen Adephagen „meroistische, polytrophe Eiröhren" besitzen, d. h. Eiröhren, in denen Eikammern und Nährkammern abwechselnd aufeinander folgen. Da die Paussiden auf das Zusammenleben mit Ameisen angewiesen sind, kann ihre Entwicklung aus dem Carabidentypus erst dann stattgefunden haben, als die Familie der Ameisen bereits zu einer biologischen Großmacht herangewachsen war, nämlich in der ersten Hälfte der Tertiärzeit; denn vorher fehlten die natürlichen Anpassungsbedingungen für die Entwicklung von Ameisengästen.

Sämtliche Eigentümlichkeiten, welche die Paussiden von andern Käfern, insbesondere von den Laufkäfern, unterscheiden, erweisen sich als Anpassungscharaktere an die myrmekophile Lebensweise: hierher gehört die massive Entwicklung ihrer Fühler, hierher die Verminderung der Zahl der Fühlerglieder, hierher endlich die Ausbildung von mannigfaltigen Exsudatorganen, durch welche die Fühlerkäfer zu echten Ameisengästen werden. Wir können, wie schon früher [2] dargelegt wurde, drei oder richtiger vier [3] systematische Hauptgruppen der Paussiden unterscheiden, je nach der Fühlergliederzahl der betreffenden Gattungen, und diese Hauptgruppen stellen ebensoviele ideale Stufen zur vollkommensten Entwicklung des echten Gastverhältnisses dar. Daß die Paussiden gleich den Carabiden ursprünglich 11gliedrige Fühler besessen haben, wird durch die Gattung

---

[1] Vgl. R. Gestro, Catalogo sistematico dei Paussidi (Annali d. Museo Civico d. Genova [2] XX [1901] 811—850). Hierzu kommt noch eine Reihe von neuen Arten aus Afrika und Ostindien, die ich in den Notes from the Leyden Museum XXVI (1904) beschreiben werde (Neue Beiträge zur Kenntnis der Paussiden, mit biologischen und phylogenetischen Bemerkungen). Letztere Arbeit bildet auch eine Ergänzung zu den vorliegenden Ausführungen über die Stammesgeschichte der Paussiden.

[2] Stimmen aus Maria-Laach LIII (1897), 5. Hft, 522 ff.

[3] Wenn wir nämlich die Gattung *Protopaussus* zu den echten Paussiden rechnen.

Protopaussus aus Birmanien und China nahegelegt, welche heute noch 11gliedrige Fühler besitzt. Hieran schließen sich die Gattungen mit 10gliedrigen Fühlern *Homopterus*, *Cerapterus*, *Arthropterus* und *Pleuropterus*. 6gliedrige Fühler besitzen die Gattungen *Pentaplatarthrus*, *Ceratoderus* und *Merismoderus*. Die fossile Gattung *Paussoides* aus dem baltischen Bernstein scheint nach Motschulskys Beschreibung 5gliedrige Fühler besessen zu haben. Die vierte Gruppe endlich bilden die Gattungen mit 2gliedrigen Fühlern, *Lebioderus*, *Paussomorphus*, *Platyrhopalus*, *Paussus* und *Hylotorus*. Einige Repräsentanten dieser Gruppen finden unsere Leser auf Tafel III photographisch abgebildet: als Vertreter der Paussiden mit 10gliedrigen Fühlern den *Pleuropterus brevicornis*, eine neue Art aus Deutsch-Ostafrika (Fig. 1), als Vertreter derjenigen mit 6gliedrigen Fühlern den *Pentaplatarthrus natalensis* aus Natal (Fig. 2), als Vertreter derjenigen mit 2gliedrigen Fühlern *Lebioderus Goryi*[1] aus Java (Fig. 3), *Paussus howa* (Fig. 4) und *dama* (Fig. 6) aus Madagaskar und endlich *Paussus spiniceps*, eine neue Art aus Sierra-Leone in Westafrika (Fig. 5).

Vom vergleichend morphologischen und biologischen Standpunkte stellt sich heraus, daß im allgemeinen das Gastverhältnis der Paussiden um so mehr der Vollkommenheit sich nähert, je geringer die Fühlergliederzahl ist und je mannigfaltiger zugleich die Fühlerbildung innerhalb ein und derselben Gattung sich gestaltet; denn in demselben Verhältnisse steigt auch die Entwicklung der Exsudatorgane dieser Käfer, welche dem echten Gastverhältnisse dienen, bis zur höchsten Stufe, die wir in der Gattung *Paussus* verwirklicht finden. Diese Gattung bildet gleichsam die Krone der Entwicklung der ganzen Fühlerkäferfamilie. In ihr finden wir einen ungeheuern Reichtum der mannigfaltigsten und abenteuerlichsten Fühlerformen vor, sowie zugleich auch die reichste und mannigfaltigste Entwicklung der gelben Haarbüschel, der rotgelben Haarpinsel und Borsten, der Exsudatgruben und Exsudatporen. Diese Exsudatorgane sondern ein eigentümliches Drüsensekret ab, welches die Ameisen vom Körper ihrer Gäste mit leidenschaftlicher Naschhaftigkeit ablecken[2], und welches gleichsam das Kostgeld ist, das diese Gäste ihren Wirten für die gastliche Pflege entrichten. Nach meinen anatomisch-histologischen Untersuchungen an *Paussus cucullatus*[3] ist das Drüsen-

[1] Das Exemplar war, als ich es erhielt, mit einer Nadel aufgesteckt; daher der kreisförmige dunkle Fleck in der rechten Flügeldecke auf dem Photogramm.

[2] Vgl. hierzu auch die Beobachtungen von K. Escherich, Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* (Zoolog. Jahrb., Abt. f. System. XII [1898] 27—70 u. Taf. 2).

[3] Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses 2c. (Biolog. Zentralblatt 1903) 232—248.

gewebe, dem jenes aromatische Sekret entstammt, hauptsächlich im Fühlerbecher, ferner unter den Exsudatporen der Stirn, unter der Exsudatgrube des Halsschildes und endlich unter den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsspitze gelegen. Ähnlich, aber noch reicher entwickelt, sind die Exsudatorgane des auf unserer Tafel III, Fig. 5 photographisch abgebildeten *Paussus spiniceps*, bei dem der Fühlerbecher am Rande gezackt und mit gelben Haarbüscheln versehen und die Halsschildgrube seitlich von großen gelben Haarwülsten ausgefüllt ist; auch der Kranz langer rotgelber Haarbüschel an der Hinterleibsspitze ist bei dieser Art so stark ausgebildet, daß wir ihn wohl als einen sehr süßen Gast für seine westafrikanischen Wirte bezeichnen dürfen. Bei *Paussus howa* (Fig. 4) fehlen gelbe Haarbüschel, dafür ist aber die muschelförmig ausgehöhlte Fühlerkeule ein um so größerer Metbecher; sehr scharf sieht man bei dieser Art auch die beiden Exsudatporen der Stirn und die Exsudatspalten des Halsschildes. Bei einem andern *Paussus* von Madagaskar, *Paussus dama* (Fig. 6), ist die Halsschildgrube mit gelben Haarbüscheln ausgefüllt, außerdem sind Exsudatborsten über die ganze Körperfläche bis auf die geweihförmigen Fühler verteilt, und der Kopf trägt große Exsudatfurchen. Bei vielen andern *Paussus*, namentlich bei *Paussus armatus* und seinen Verwandten, ragt ein mit einem gelben Haarbüschel gekröntes hohles Stirnhorn auf dem Kopfe empor, das den Emsen — wie einst den Helden der Walhalla ihr Methorn — zum Schlürfen des Göttertrankes dient.

Wir können die Stellung, welche die Gattung *Paussus* vom vergleichend morphologischen Standpunkt aus unter ihren Verwandten einnimmt, wohl kaum besser bezeichnen, als durch folgenden, schon früher[1] von uns angewandten Vergleich: „Die zahlreichen übrigen, meist artenarmen Gattungen dieser Familie sind gleichsam die Stationen, in denen der Paussidentypus die steile Bergeshöhe seiner Entwicklung hinansteigt. In der Gattung *Paussus* ist er endlich auf einem freien weiten Hochplateau angelangt, wo sich ihm ein fast unermeßlicher Tummelplatz für die mannigfaltigsten Formbildungen echter Ameisengäste bietet. Tatsächlich zählt ja auch diese eine Gattung allein weit mehr Arten als alle übrigen zusammen (171 gegenüber 117). Die Gattung *Hylotorus* schließlich mit ihren kurzen, gleichsam verkrüppelten Fühlern und Beinen könnte man eine Verkümmerung des Paussidentypus, eine mit dem exzessiven Brutparasitismus verbundene Degeneration desselben nennen; sie ist, um in unserem Bilde zu bleiben, von der Höhe des Plateaus auf die andere Seite des Berges hinabgesunken."

Wir stehen jetzt vor der Frage: Ist diese Entwicklung des Paussidentypus eine bloß ideelle oder ist sie eine reelle? Sind vielleicht die einzelnen systematischen Arten dieser Familie, sowohl die tertiären wie die

[1] Stimmen aus Maria-Laach LIII (1897), 5. Hft, 524.

heutigen, unmittelbar von Gott geschaffen? Oder sind die Gattungen und Arten der Paussiden das Ergebnis einer natürlichen Stammesentwicklung, welche von einer laufkäferähnlichen Form am Beginn der Tertiärzeit ausging und durch verschiedene Stufen der Anpassung an die myrmekophile Lebensweise bis zu ihrer heutigen Mannigfaltigkeit sich ausgestaltete? Ich glaube, daß wir uns sowohl vom philosophischen wie vom naturwissenschaftlichen Standpunkt aus für die letztere Annahme entscheiden müssen, weil sie allein eine natürliche Erklärung der vorliegenden Erscheinungen zu bieten vermag.

Direkte Beweise für eine solche Stammesentwicklung sind allerdings nicht vorhanden. Die Tatsachen wissen nichts davon, daß etwa heute noch aus einem Fühlerkäfer mit 10gliedrigen Fühlern ein solcher mit 6gliedrigen, oder aus einem mit 6gliedrigen ein solcher mit 2gliedrigen würde. Aber ob nicht durch paarweise oder gruppenweise Verwachsung der Fühlerglieder im Laufe der hypothetischen Stammesgeschichte eine Verminderung der Fühlergliederzahl bei manchen Paussidengattungen eingetreten sein konnte, das ist eine ganz andere Frage, und diese werden wir bejahen müssen[1]. Betrachten wir nur einmal die Fühlerform von *Lebioderus Goryi* auf Tafel III, Fig. 3. Die meisten unserer Leser werden an dem Fühler dieses Käfers noch 6 Glieder zählen, aber sie haben falsch gezählt; denn tatsächlich sind die 5 letzten Glieder bereits zu einem einzigen Gliede verwachsen, an dem die ehemaligen Grenzen der ursprünglichen Glieder nur noch durch tiefe Einschnitte markiert sind. Wir haben hier somit ein ganz anschauliches Beispiel vor uns, wie aus 6gliedrigen Fühlern eines Paussiden durch Verwachsung der Endglieder eine 2gliedrige Fühlerform hervorgehen kann. Gott konnte allerdings auch einen *Lebioderus* unmittelbar schaffen, dessen zweites Fühlerglied „gerade so aussieht, als ob es eben erst durch Verwachsung von 5 Einzelgliedern entstanden wäre". Wir halten jedoch diese Ansicht für allzu okkasionalistisch und ziehen deshalb die stammesgeschichtliche Erklärung vor, nach welcher die Fühlerkeule von *Lebioderus* wirklich durch Verwachsung von 5 Gliedern entstanden ist.

Genaue Einzelheiten über die hypothetische Stammesgeschichte der Paussiden können wir bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse schwerlich verlangen; solche sind erst dann zu erwarten, wenn man nicht nur die lebenden, sondern auch die ausgestorbenen Vertreter dieser Familie annähernd vollständig erforscht haben wird. Bisher sind

[1] Escherich ist im Irrtum, wenn er im Zoolog. Zentralblatt 1899 Nr 1, S. 9 glaubt, daß ich eine derartige Möglichkeit jemals bestritten habe. Ich stelle nur die Tatsache fest, daß heute eine solche Reduktion der Fühlergliederzahl sich nicht mehr beobachten lasse.

aber nur spärliche Reste von drei Formen fossiler Fühlerkäfer aus dem baltischen Bernstein bekannt geworden. Dieselben verteilen sich auf die drei Gattungen *Arthropterus, Paussoides* und *Paussus* und vertreten somit bereits drei Hauptgruppen der heutigen Paussiden, nämlich jene mit 10gliedrigen, mit 6= (bzw. 5=) gliedrigen und mit 2gliedrigen Fühlern. Wir dürfen hieraus mit Recht schließen, daß die Familie der Paussiden bereits in der Mitte der Tertiärzeit wenigstens in ihren Hauptgruppen schon entwickelt war. Fossile Paussiden mit 11gliedrigen Fühlern — der heutigen Gattung *Protopaussus* entsprechend — sind noch nicht gefunden worden; dies kann übrigens kaum befremden, da auch unter den lebenden Vertretern dieser Gattung nur zwei äußerst seltene Arten bekannt sind. Über die Vorgeschichte der tertiären Paussiden wissen wir nichts Sicheres und können bloß vermuten, daß sie an die Laufkäfer (Carabiden) des Lias, also der ältesten Juraperiode, stammesgeschichtlich sich anschließen. Weiterhin müssen wir jedoch — auf Grund der fossilen Paussidenfunde aus dem Miocän — als wahrscheinlich annehmen, daß der unbekannte hypothetische Stammtypus der Paussiden bereits in der ersten Hälfte der Tertiärzeit teils durch innere Differenzierung teils durch Anpassung an die myrmekophile Lebensweise in die heutigen vier Hauptgruppen der Paussiden sich gespalten habe: in die Fühlerkäfer mit 11gliedrigen Fühlern (*Protopaussus*-Gruppe), in jene mit 10gliedrigen Fühlern (*Arthropterus*-Gruppe[1]), in jene mit 5= oder 6gliedrigen Fühlern (*Paussoides*-Gruppe) und endlich in jene mit 2gliedrigen Fühlern (*Paussus*-Gruppe).

Die hypothetische Stammesentwicklung der Paussiden erfolgte somit wahrscheinlich in Gestalt eines Baumes mit vier Hauptästen, die sich ihrerseits wieder in mehrere Zweige und Zweiglein trennten. Jene vier Hauptäste aber haben sich, wie uns die tertiären Paussiden nahelegen, selbstständig und unabhängig voneinander weiterentwickelt, ohne nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Zweigen der übrigen Äste. Daher stammen z. B. die heutigen *Paussus* keineswegs unmittelbar von heutigen *Lebioderus* ab, und ebensowenig die heutigen *Lebioderus* von heutigen *Arthropterus* oder *Homopterus* und noch viel weniger die heutigen *Arthropterus* von heutigen *Protopaussus*. Auch sind die einzelnen Äste sehr verschieden an Zahl der Zweige und Zweiglein. An dem niedersten, dem *Protopaussus*-Aste, finden wir nur 1 Gattung mit 2 Arten, an dem *Arthropterus*-Aste 4 Gattungen mit zusammen etwa 80 Arten, an dem höchsten, dem *Paussus*-Aste, 5 Gattungen mit über 200 Arten.

Wenn wir hiermit für die selbständige Entfaltung der einzelnen Hauptäste des Paussidenstammes seit alttertiärer Zeit eintreten, so leugnen

[1] Ich benenne diese Gruppen nach der ältesten der betreffenden Gattungen.

wir doch keineswegs die entfernteren verwandtschaftlichen Beziehungen, welche jene Äste verbinden. So stellt beispielsweise die Gattung *Lebioderus* mit ihren scheinbar 6gliedrigen, in Wirklichkeit aber bereits 2gliedrigen Fühlern einen interessanten „Kollektivtypus" dar, der von den Gattungen mit 6gliedrigen Fühlern zu jenen mit 2gliedrigen überleitet; aber der wirkliche Übergang zwischen jenen beiden Fühlerformen ist weder im Alluvium noch im Diluvium, sondern wahrscheinlich schon vor der Mitte der Tertiärzeit zu suchen.

Jeder der vier Hauptäste des Paussidenstammes hat also seine eigene hypothetische Entwicklungsgeschichte, und diese erfolgte in verschiedener Weise teils durch verschiedene innere Formbildungsursachen teils durch verschiedene Grade der Anpassung an die myrmekophile Lebensweise. Einige Beispiele werden dies erläutern. Die Gattung *Protopaussus* hat zwar 11 Fühlerglieder gleich den Carabiden, und auch die Verdickung der Glieder ist im Vergleich zu den übrigen Paussiden nur eine sehr geringe. Anderseits aber zeigt dieselbe Gattung durch die tiefen, breiten Exsudatgruben ihres Halsschildes und durch die gelben Haarbüschel an den Hinterecken desselben ganz unzweideutig, daß diese Tiere auf einer verhältnismäßig hohen Stufe des echten Gastverhältnisses stehen. Wir müssen somit auch hier zwischen den Organisationsmerkmalen und den Anpassungsmerkmalen unterscheiden: die Beibehaltung der 11gliedrigen Fühler ist ein von den Carabiden ererbtes Organisationsmerkmal, die eigentümliche Bildung des Halsschildes und seiner Exsudatorgane dagegen ist ein von dieser Gattung erworbenes Anpassungsmerkmal. Bei den Gattungen mit 10gliedrigen Fühlern finden wir wieder ein ganz anderes Bild. *Homopterus* und *Arthropterus* besitzen schon riesig verbreiterte Fühler, deren Massenentfaltung ebenso wie die verminderte Zahl der Fühlerglieder zwar bereits ein Anpassungsmerkmal an die myrmekophile Lebensweise darstellen, aber kein Merkmal, das auf das echte Gastverhältnis sich bezieht, sondern ebenso wie die oft sehr bedeutende Verbreiterung der Beine bei denselben Tieren ein Merkmal des Trutztypus, durch den diese Käfer vor den feindlichen Angriffen der Ameisenkiefer geschützt sind[1]. Unzweifelhafte Anpassungen an das echte Gastverhältnis treten in dieser Gruppe erst bei der Gattung *Pleuropterus* (Tafel III, Fig. 1) auf, indem das Halsschild sich muschelförmig aushöhlt und zu einer großen, gehöckerten, meist mit gelben Haarbüscheln versehenen Exsudatgrube wird, während zugleich auch an den Fühlern deutlichere Spuren gelber Exsudatborsten erscheinen. Innerhalb der *Paussoides*-Gruppe mit den 5- oder 6gliedrigen Fühlern begegnen wir ähnlichen Erscheinungen einer selbständigen Differenzierung in verschiedenen Richtungen. Die Gattung

[1] Vgl. Stimmen aus Maria-Laach LIII (1897), 5. Hft, 521—522.

Pentaplatarthrus (Tafel III, Fig. 2) hat sich in ganz anderer Weise ausgebildet als die Gattungen *Merismoderus* und *Ceratoderus*. Bei ihr finden wir das Halsschild zu einem abenteuerlichen Labyrinth von Exsudatgruben und Exsudathöckern ausgestaltet, die auf eine hohe Stufe des echten Gastverhältnisses hindeuten, während die langen, platten Fühler noch an den *Arthropterus*-Typus sich anschließen. Bei *Merismoderus* und *Ceratoderus* dagegen ist das Halsschild nur unbedeutend modifiziert, während anderseits die Fühlerbildung und andere Eigenschaften dieser beiden Gattungen dem *Paussus*-Typus sich nähern. Unter den Gattungen mit 2gliedrigen Fühlern stehen *Lebioderus* (Tafel III, Fig. 3) und *Platyrhopalus* ziemlich unvermittelt nebeneinander; beide haben wiederum mit bestimmten Artengruppen der Gattung *Paussus* eine gewisse Ähnlichkeit, ohne daß wir deshalb letztere in eine direkte Verwandtschaftsbeziehung zu den beiden ersteren Gattungen bringen könnten. Ebenso unvermittelt schließt sich *Hylotorus* an *Paussus* an. Innerhalb der Gattung *Paussus* spaltet sich die Entwicklung desselben generischen Typus zunächst in zwei größere Zweige, in die Arten mit ungeteiltem Halsschild und in die Arten, deren Halsschild durch eine tiefe Querfurche in zwei Teile zerlegt wird, zwischen denen die große Exsudatgrube des Thorax sich befindet[1]. Namentlich der letztere Zweig löst sich wieder in eine Menge kleinerer Zweiglein auf, die als Früchte eine mehr oder minder beträchtliche Zahl von systematischen Arten tragen, welche nur unter sich in näheren Verwandtschaftsbeziehungen stehen. Insbesondere aber zeigt die Form des zweiten Fühlergliedes und die Entwicklung der gelben Haarbüschel und anderer Exsudatorgane eine ungeheuer große Mannigfaltigkeit bei den verschiedenen Arten, worauf wir unten noch zurückkommen werden.

Eines müssen wir hier bezüglich der hypothetischen Stammesentwicklung der Paussiden noch bemerken. Nach der eben geschilderten Auffassung wäre dieselbe als eine einstammige zu betrachten, welche von einer einzigen vortertiären Stammform ausging. Aber für die Gattung *Protopaussus*, welche wir oben als den ältesten und ursprünglichsten Ast jenes einen Stammes bezeichneten und deren Vorkommen im mittleren Tertiär noch nicht nachgewiesen ist, wäre es auch möglich, daß sie einen selbständigen Ursprung aus einer andern Carabidenform genommen als die übrigen drei Hauptgruppen der Fühlerkäfer, und zwar einen Ursprung, der vielleicht sogar jüngeren Datums war als derjenige der drei übrigen bereits im Miocän vertretenen Hauptgruppen. Bei dieser Annahme würde sich leichter erklären, weshalb die Fühlerbildung von *Protopaussus* derjenigen der Carabiden weit näher steht als derjenigen der echten Paussiden. Nach dieser Auffassung wäre somit die Entwicklung der Familie der Paussiden in

[1] Die auf Tafel III, Fig. 4—6 abgebildeten Arten gehören zur zweiten Gruppe.

ihrer heutigen systematischen Gestalt keine einstammige (monophyletische) sondern eine zweistammige (diphyletische) gewesen. Die eine dieser beiden voneinander völlig unabhängigen Stammesreihen würde, von einer vortertiären Laufkäferform ausgehend, bereits im älteren Tertiär zur Entwicklung des *Arthropterus-*, des *Paussoides-* und des *Paussus-*Astes geführt haben; die andere Stammesreihe dagegen wäre erst später — vielleicht im jüngeren Tertiär — aus einer andern Laufkäferform entsprungen und hätte nur zur heutigen Gattung *Protopaussus* geführt. Welche dieser beiden Annahmen die richtigere ist, ob die einer einstammigen oder einer zweistammigen Entwicklung der heutigen Paussiden, können wir einstweilen noch nicht entscheiden; vielleicht geben paläontologische Funde später einen zuverlässigen Anhaltspunkt dafür.

Wir haben dieses Beispiel der Paussidenentwicklung deshalb näher ausgeführt, weil es geeignet sein dürfte, gewisse falsche Vorstellungen zu berichtigen, die man vielfach über die Stammesverwandtschaft von Arten und Gattungen derselben Familie hegt. Dadurch werden auch manche Schwierigkeiten von selber beseitigt, die man von nicht fachwissenschaftlicher Seite gegen die stammesgeschichtlichen Hypothesen zu erheben pflegt.

Über die Ursachen der hypothetischen Stammesentwicklung der Paussiden müssen wir uns mit wenigen Andeutungen begnügen, da wir nur sehr wenig darüber wissen. Ohne Zweifel ist auch hier die innere Umbildungsfähigkeit der Stammform als die erste und unerläßlichste Ursache für die Entwicklung der Fühlerkäferfamilie anzusehen; sonst wäre keine „Anpassung“ derselben an die myrmekophile Lebensweise möglich gewesen, und noch viel weniger eine so mannigfaltige und tiefgehende Anpassung, welche die ganze Körpergestalt dieser ehemaligen Laufkäfer umwandelte, ihre Fühlerglieder an Zahl verminderte und dafür massiv verdickte und sie mit den verschiedensten Exsudatorganen und den entsprechenden Exsudatgeweben[1] ausstattete. Ferner ist die Entwicklung der Paussiden wahrscheinlich keine so ganz allmähliche und langsame gewesen, wie die darwinistische Hypothese annimmt, sondern wenigstens vielfach eher eine sprungweise, der Mutationstheorie entsprechende. Hierauf deutet nicht bloß der Umstand hin, daß viele Paussidengattungen der Gegenwart voneinander durch weite Lücken geschieden sind, sondern mehr noch die Tatsache, daß wir bereits unter den tertiären Mitgliedern dieser Familie die drei hervorragendsten Hauptgruppen der Fühlerkäfer vertreten finden. Daß eine sprungweise Entwicklung, beispielsweise durch Verwachsung bestimmter Paare von Fühlergliedern, hier

[1] Letztere gehören zu dem sog. adipoiden (fettkörperähnlichen) Drüsengewebe und sind als umgewandelte Hypodermiszellen aufzufassen. Vgl. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses &c. (Biolog. Zentralblatt 1903) 68 232 ff u. 269.

wohl möglich war, zeigt uns *Lebioderus Goryi* (Tafel III, Fig. 3), dessen Fühlerbildung gleichsam an der Grenze zwischen der 6gliedrigen und der 2gliedrigen Form steht. Das Fehlen der „Übergangsglieder" zwischen vielen Gattungen und Arten der Paussiden ist jedenfalls mit der Annahme einer sprungweisen Stammesentwicklung besser vereinbar als mit derjenigen einer ganz allmählichen Umbildung. Letztere dürfte wohl innerhalb mancher Gruppen für sehr nahe miteinander verwandte Arten anzunehmen sein — z. B. für die Arten der Gruppe des *Paussus denticulatus* Westw. — schwerlich aber für die Entstehung der Hauptgattungen der Paussiden selber.

Daß wir für die hypothetische Stammesentwicklung der Paussidenfamilie neben den inneren Entwicklungsfaktoren auch den äußeren eine große Bedeutung beizumessen haben, ist selbstverständlich; denn alle morphologischen Eigentümlichkeiten, welche die Fühlerkäfer von ihren nächsten Verwandten, den Laufkäfern, unterscheiden, erweisen sich als Anpassungscharaktere an die myrmekophile Lebensweise. Ein Anpassungscharakter ist die ungewöhnliche Verbreiterung der Fühler, ebenso auch die Verminderung der Zahl der Fühlerglieder[1]. Anpassungscharaktere sind fernerhin die außerordentlich mannigfaltigen Ausgestaltungen der Fühlerform innerhalb der Gattung *Paussus*, welche dazu dienen, die Fühlerkeule zu einem festen und bequemen Angriffspunkt für die Kiefer der Ameisen zu machen, an dem diese den Gast ohne Schaden für seine körperliche Integrität fassen und weitertransportieren können, und welche zugleich in den meisten Fällen dieselbe Fühlerkeule zu einem Exsudatorgan erheben, an dem die Ameisen ihren Lieblingsnektar ablecken können[2]. Anpassungscharaktere sind ferner die verschiedenartigen Exsudattrichome der Paussiden, die in Form mannigfaltiger Haarbildungen als gelbe Haarbüschel, rotgelbe Haarpinsel, Borstenreihen usw. an den verschiedensten Körperteilen dieser echten Gäste sich finden können, an den Fühlern, auf einem Kopfhorn, in den Halsschildgruben oder auch an den Ecken des Halsschildes, an den Rändern der Flügeldecken oder auch auf der Scheibe derselben, an der Hinterleibsspitze und selbst an den Hüften der Beine. Anpassungscharaktere sind auch die mannigfachen Exsudatporen und Stirnhörner auf dem Kopfe, sowie die Exsudatgruben und Exsudatfurchen auf dem Halsschild jener Käfer. Anpassungscharaktere an dasselbe echte Gastverhältnis sind endlich auch die eigentümlichen inneren Exsudatgewebe der Paussiden, die mit den äußeren Exsudatorganen in Verbindung stehen und als „adipoides Drüsengewebe", teils an das Fettgewebe teils an gewöhnliche Hautdrüsen sich anschließend,

[1] Vgl. hierüber in den Stimmen aus Maria-Laach LIII (1897), 5. Hft, 521 ff.

[2] Vgl. ebd. 525—528 und Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Biolog. Zentralblatt 1903) 242—248.

das für die Ameisen so angenehme aromatische Exsudat, das „Kostgeld" für ihre gastliche Behandlung durch die Wirte, liefern. Wir können daher wohl mit Recht sagen: Die Anpassung an die myrmekophile Lebensweise, und insbesondere die Anpassung an verschiedene, immer höhere Stufen des echten Gastverhältnisses ist gleichsam der leitende Gedanke, der die ganze Stammesentwicklung der Paussidenfamilie beherrscht. Wie dieser Gedanke in den einzelnen Fällen sich tatsächlich verwirklichte, wie die äußeren Ursachen der Gastpflege und der Naturauslese mit den inneren Bildungsfaktoren der Gewebe und Organe zusammenwirkten, um jene ebenso zahlreichen wie mannigfaltigen und hochgradigen Anpassungen zu bewirken, darüber herrscht allerdings einstweilen noch großes Dunkel.

Wir wollen hier unsere Aufmerksamkeit nur auf eines der allerinteressantesten entwicklungsgeschichtlichen Probleme richten, nämlich auf die Differenzierung der Fühlerform innerhalb der Gattungen *Paussus* mit ihren fast 200 Arten (vgl. Tafel III, Fig. 4—6). Durch welche natürliche Ursachen soll denn die ungeheure Mannigfaltigkeit und die abenteuerliche Vielgestaltigkeit der Fühlerkeule von *Paussus* bewirkt worden sein? Sieht dieselbe nicht aus wie ein unberechenbares „Naturspiel", in welchem ganz willkürlich und zwecklos fast alle nur erdenkbaren idealen Möglichkeiten der Gestaltung der Fühlerkeule von geschickter Künstlerhand ausgeführt worden sind, indem dieselbe bald linsenförmig, bald kugelförmig, bald keulenförmig, bald säbelförmig, bald dreieckig, bald blattförmig, bald stabförmig, bald hornförmig, bald muschelförmig, bald geweihförmig, mit den verschiedensten Zacken und Furchen und Zipfeln geziert, als Miniaturkunstwerk sich darstellt, das der Schöpfer seinen Lieblingskindern in der Kleintierwelt, dem Völkchen der Ameisen, als Spielzeug geschenkt hat?

Wenn wir die Biologie der Pausiden zu Rate ziehen, so kommen wir bald zur Einsicht, daß die mannigfaltigen Fühlerformen innerhalb der Gattung *Paussus* keineswegs unnütze Spielzeuge sind, sondern ebensoviele verschiedene Lösungen der entwicklungsgeschichtlichen Preisaufgabe: Wie kann man die Nase eines Käfers — denn die Fühler der Insekten sind ja an erster Stelle bewegliche Geruchswerkzeuge, also bewegliche Nasen[1] — zu andern biologischen Zwecken zugleich nutzbringend und angenehm verwerten? Oder genauer gesagt: Wie kann man die Nase eines Ameisengastes einerseits zu einem Transportorgan umgestalten, an welchem die Ameisen ihren Gast, ohne ihn zu beschädigen, handfest — richtiger kieferfest — ergreifen und fortführen können; und wie kann man

[1] Vgl. hierüber Stimmen aus Maria-Laach XL (1891) 79 207 320 406 ff; ferner LIII (1897) 520 ff.

ferner dasselbe Gebilde zugleich zu einem Exsudatorgan machen, aus welchem die Ameisen ihr berauschendes Lieblingsgetränk beziehen? Mit andern Worten: die beiden biologischen Funktionen als Transportorgane und als Exsudatorgane sind maßgebend für die charakteristische Umgestaltung der Fühlerkeule von *Paussus*, und diesen beiden Zwecken dient ein *Paussus*-Fühler um so vollkommener, je höher die Stufe des echten Gastverhältnisses ist, auf dem sein Besitzer steht.

Die Arten mit linsenförmiger Fühlerkeule, die wir als die einfachste und ursprünglichste Fühlerform innerhalb dieser Gattung ansehen dürfen, haben meist nur schwach entwickelte Exsudatorgane. Höher ist bereits durchschnittlich das Gastverhältnis bei jenen Arten, welche eine stabförmige oder säbelförmige oder geweihförmige Fühlerkeule besitzen, am höchsten endlich bei jenen, deren Fühlerkeule rückwärts ausgehöhlt ist und somit einen Exsudatbecher darstellt, zumal wenn derselbe wie bei *Paussus spiniceps* (Tafel III, Fig. 5) noch mit langen, gelbe Haarbüschel tragenden Zacken ausgerüstet ist.

Für die leitende Grundidee der morphologischen Mannigfaltigkeit der Fühlerformen von *Paussus* läßt sich somit eine biologische und damit auch eine entwicklungsgeschichtliche Erklärung finden. Wir können ferner nicht leugnen, daß die Naturzüchtung — Darwins Naturalselektion — insofern zur Beförderung jener Mannigfaltigkeit einen günstigen Anhaltspunkt hatte, als sie unter den durch die inneren Entwicklungsgesetze jener Arten sich bietenden Fühlerformen jene als besonders zweckmäßig „auslesen“ konnte, welche den beiden obengenannten biologischen Funktionen am besten entsprachen. Bei näherer Prüfung zeigt sich jedoch, daß die natürliche Zuchtwahl des Darwinismus keineswegs eine befriedigende ursächliche Erklärung für die tatsächliche spezifische Mannigfaltigkeit der *Paussus*-Fühler zu bieten imstande ist.

War die Naturzüchtung der maßgebende Faktor für die spezifische Entwicklung der Fühlerformen innerhalb der Gattung *Paussus*, so mußte die Entstehung der betreffenden Fühlerform auf Grund einer strengen Anpassungsnotwendigkeit erfolgen, durch welche die anderartigen Fühlerformen als minder existenzfähig ausgemerzt wurden; denn das ist es ja gerade, was durch „das Überleben des Passendsten im Kampfe ums Dasein“ besagt werden soll. Infolgedessen müßten wir bei einer und derselben Wirtsameisenart infolge der „Allmacht der Naturzüchtung“ stets nur eine einzige, ganz bestimmte *Paussus*-Art antreffen mit einer ganz bestimmten Fühlerform, welche durch die Gestalt und Größe des Kopfes der Ameise, durch die Länge und Breite ihrer Oberkiefer, durch die Art und Weise, wie sie den Käfer zu fassen, zu führen und zu belecken pflegte, mit mechanischer Anpassungsnotwendigkeit bedingt wurde. Ferner dürften bei verwandten Arten derselben Ameisengattung die betreffenden

Paussus-Arten nur soweit sich voneinander unterscheiden, als die Anpassung an die verschiedenen Wirtsarten mit Notwendigkeit erforderte; denn sonst wären sie ja als „minder existenzfähig" durch den Kampf ums Dasein verschlungen worden. Was sagen nun aber die Tatsachen zu dieser darwinistischen Hypothese? Sie bekunden, daß dieselbe auf die wirkliche Mannigfaltigkeit der Fühlerformen innerhalb der Gattung *Paussus* ungefähr gerade so gut paßt wie die Faust auf das Auge. Etwa zwei Drittel der bisher bekannten (fast 200) *Paussus*-Arten leben allein bei der Ameisengattung *Pheidole*, deren Arbeiter und Soldaten meist bei den verschiedenen Arten sehr ähnlich sind; und doch sind in den Nestern von *Pheidole* alle die obenerwähnten Fühlerformen von *Paussus* — vielleicht mit Ausnahme der lang geweihförmigen, die auf größere Ameisen als Wirte hindeuten — vertreten. Ferner gibt es innerhalb jener Gattung *Pheidole* nicht wenige Arten, welche eine beträchtliche Zahl verschiedener *Paussus*-Arten mit den verschiedensten Fühlerformen beherbergen. Als Beispiele seien hier angeführt *Pheidole megacephala* in Südafrika, welche mehr als zwölf verschiedene *Paussus*-Arten zu Gästen hat, von denen nach den Beobachtungen von Dr Hans Brauns und G. D. Haviland allein deren neun bei *Pheidole megacephala* var. *punctulata* leben. Hierunter befinden sich (nach den Arten in meiner Sammlung) *Paussus Klugi* und *Curtisi* mit stabförmiger Fühlerkeule, *Paussus cultratus* und *granulatus* mit messerförmiger und *Paussus cucullatus* und *Elisabethae* mit muschelförmiger Fühlerkeule. Ferner leben bei *Pheidole latinoda* in Ostindien und bei *Pheidole plagiaria* auf Java wenigstens je fünf verschiedene *Paussus*-Arten mit verschiedener Fühlerbildung.

Ich glaube daher, daß die Naturzüchtung des Darwinismus nicht imstande ist, die spezifische Differenzierung der *Paussus*-Fühler befriedigend zu erklären. Im Gegenteil, wir erhalten durch die ungeheure Mannigfaltigkeit derselben den Eindruck, als ob die stammesgeschichtliche Entwicklung der Fühlerform von *Paussus* sich in hohem Grade emanzipiert habe von den strengen Gesetzen der Naturauslese, welche auf die Einförmigkeit der Fühlerbildung, nicht auf ihre Mannigfaltigkeit hinarbeiten mußten.

Aber wie soll denn dann die große Zahl der abenteuerlichen Fühlerformen innerhalb jener Gattung auf natürlichem Wege entstanden sein? Jedenfalls in erster Linie durch die inneren Wachstumsgesetze, welche eine besonders hohe Variabilität gerade dieses Organs, der Fühlerkeule nämlich, mit sich brachten.

Weshalb die Fühlerkeule von *Paussus* in einem bei sonstigen Käferfühlern ungewöhnlichen Grade zur Bildung mannigfaltiger Formen neigt, das wird uns durch die hypothetische Vorgeschichte der Gattung *Paussus* verständlich; denn die gegenwärtig eingliedrige Fühlerkeule ist ja kein ein-

faches ursprüngliches Fühlerglied, sondern aus der Verwachsung einer großen Zahl ursprünglicher Fühlerglieder hervorgegangen: die Variationstendenz der Fühlerkeule von *Paussus* ist daher eine kombinierte Funktion der Variationstendenzen ihrer ursprünglichen Komponenten.

Betrachten wir nochmals die Fühler von *Lebioderus Goryi* (Tafel III, Fig. 3). Hier sehen wir eine eingliedrige Fühlerkeule, deren Zusammensetzung aus 5 Einzelgliedern noch ganz deutlich sichtbar ist, und diese scheinbaren Einzelglieder sind ihrerseits wieder aus der gruppenweisen Verwachsung der Glieder einer ehemals 9- oder 10gliedrigen Fühlerkeule[1] entstanden. Ferner finden wir bei sehr vielen *Paussus* mit hochentwickelter stab- oder muschelförmiger Fühlerkeule auf der Rückseite der letzteren bzw. im Innern des Fühlerbechers eine Reihe von meistens 7 bis 8 Querfurchen, welche durch Zähne oder Höcker am Rande der Fühlerkeule voneinander getrennt sind (vgl. *Paussus howa*, Tafel III, Fig. 4). Ein ähnliches Bild zeigt auch die geweihförmige Fühlerkeule von *Paussus dama* (Fig. 6). In jenen durch Querfurchen getrennten Zähnen oder Höckern der Fühlerkeule haben wir wahrscheinlich die rudimentären Spuren der ursprünglichen Segmentierung der Fühlerkeule zu erblicken.

Daß die Fühlerkeule von *Paussus* aus inneren Ursachen zu mannigfaltiger Formbildung ganz besonders befähigt ist, dürfte somit hinreichend erwiesen sein. Um jedoch jene Variationstendenz zu bestimmten Formen zu fixieren, ist noch ein anderer, äußerer Faktor nötig. Die Naturauslese kann es, wie wir oben gezeigt haben, nur in beschränktem Maße gewesen sein; ja sie mußte sogar der Entwicklung einer so großen tatsächlichen Formenmannigfaltigkeit eher hindernd in den Weg treten. Wie sollen wir uns also die spezifische Differenzierung der *Paussus*-Fühler schließlich erklären? Ein Vergleich, den wir schon früher gezogen[2], dürfte unsere Auffassung dieses Problems am besten veranschaulichen. Wie der Mensch innerhalb ein und derselben Stammart von Haustieren, z. B. innerhalb einer Taubenspezies, eine ungeheure Mannigfaltigkeit der Rassen mit verschiedener Bildung des Schopfes, Kropfes, Schwanzes usw. durch seine bewußte Auslese erzielt hat, so haben die Ameisen die mannigfaltigsten Fühler-

[1] Wir lassen es nämlich unentschieden, ob die 10gliedrigen Fühler von *Arthropterus*, *Cerapterus* und *Pleuropterus* (Tafel III, Fig. 1), deren Fühlerkeule 9gliedrig ist, aus den 11gliedrigen Fühlern dadurch entstanden sind, daß das zweite Glied zu einem kleinen Verbindungsknoten zwischen dem Basalglied und der Fühlerkeule sich reduzierte, oder dadurch, daß die beiden Endglieder der Keule zu einem einzigen Gliede verschmolzen. Für beide Auffassungen ließen sich Gründe anführen.

[2] Zur Entwicklung der Instinkte 182 f (Verhandl. d. k. k. Zool. Botan. Gesellschaft Wien 1897, 3. Hft, 168—183).

formen bei ihren echten Gästen aus der Gattung *Paussus* unbewußt herangezüchtet. Wenn die Ameisen an bestimmten Fühlerformen ihrer Gäste ein instinktives Wohlgefallen fanden, so war die Grundlage zur Weiterentwicklung der betreffenden Fühlerbildungen gegeben; denn diese Gäste wurden dann von ihnen besser gepflegt als andere. Auf diesem Wege konnten auch *Paussus* mit extrem verschiedenen Fühlerformen bei ein und derselben Ameisenart sich entwickeln. Die Existenzfähigkeit der betreffenden *Paussus*-Art kam dabei nicht in Frage, mochte nun die Fühlerkeule zur Geweihform oder zur Muschelform sich entwickeln; daher kann der Kampf ums Dasein für jene Auslese der Fühlerformen nicht verantwortlich gemacht werden. Ich habe deshalb die von den Ameisen gegenüber ihren echten Gästen ausgeübte instinktive Zuchtwahl als Amikalselektion bezeichnet im Gegensatze zu Darwins „Naturalselektion" [1]. Wir lernten diese neue Form der Selektion bereits oben (S. 230) bei der hypothetischen Stammesgeschichte der *Lomechusini* kennen und sehen uns bei den Paussiden ebenfalls wieder zu ihrer Annahme hingeführt, die auf ganz einfachen und sehr naheliegenden Erwägungen beruht. Wer sie trotzdem nicht annehmen will, dem bleibt es unbenommen, eine bessere Erklärung an Stelle der unsrigen zu setzen.

10. Die Zweiflüglerfamilie der Termitoxeniidae.

In Termitennestern Afrikas und Ostindiens leben die schon in den früheren Kapiteln mehrfach erwähnten merkwürdigen Zweiflügler aus der Familie der *Termitoxeniidae* [2] (vgl. die Photogramme, Tafel IV, Fig. 1—6). Dieselbe

---

[1] Biolog. Zentralblatt 1901, Nr 23, 739 ff. Escherichs Einwendungen gegen dieselbe im Biolog. Zentralblatt 1902, 658 wurden bereits ebendaselbst 1903, 308 widerlegt. Daß wir den Ameisen keinen „ästhetischen Formensinn" zuschreiben, braucht ebenfalls kaum erwähnt zu werden. Die instinktive Auslese, welche die Ameisen den Paussiden gegenüber betätigen konnten, beruht hauptsächlich auf Tastwahrnehmungen, ferner auf Geruchs- und Geschmackswahrnehmungen und nur ganz nebensächlich auf Gesichtswahrnehmungen.

[2] Vgl. Wasmann, *Termitoxenia*, ein neues flügelloses physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. I. u. II. (Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie LXVII [1900], Hft 4, und LXX [1901], Hft 2); ferner: Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* (Verhandl. d. V. internationalen Zoologenkongresses zu Berlin 1901, Jena 1902, 852—872 mit Tafel); Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen, gesammelt auf Ceylon von Dr W. Horn usw. (Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Systematik XVII [1902], Hft 1, 151—153 u. Taf. V, Fig. 4 4 a—c u. 5; Die Thorakalanhänge der *Termitoxeniidae*, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung (Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft 1903, 113—120 u. Taf. II u. III); Neue Termitophilen aus dem Sudan (Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901 under the Direction of L. A. Jägerskiöld, Nr 13, Upsala 1904); ferner f. über *Termitoxenia* auch im vorliegenden Buche Kap. 2, S. 30 ff, Kap. 3, S. 42 ff.

umfaßt die Gattung *Termitoxenia* Wasm. und deren Untergattung *Termitomyia* Wasm. Diese kleinen, 1—2 mm langen, schneeweißen oder blaß gelblichen Geschöpfe gehören zu den merkwürdigsten Mitgliedern der Klasse der Kerbtiere: sie haben weder Männchen noch Weibchen wie andere Insekten, sie haben weder einen Larvenzustand noch Flügel wie andere Zweiflügler; sie sind nämlich protandrische Hermaphroditen, ihr Larvenstadium wird durch eine stenogastre Imagoform ersetzt, und an Stelle der Flügel tragen sie ganz fremdartige Thorakalanhänge. Bei der einen der beiden Untergattungen, bei *Termitoxenia* im engeren Sinne, kommt aus dem verhältnismäßig riesigen Ei unmittelbar die stenogastre Imagoform, bei der andern Untergattung, bei *Termitomyia*, scheint sogar die ganze Keimesentwicklung im alten Tiere zu erfolgen [1], so daß die stenogastre Imagoform bereits lebendig zur Welt kommt. Die stenogastre Imagoform (Tafel IV, Fig. 1 u. 2) ist gleichsam noch ein wandelnder Embryo; namentlich ihr Hinterleib trägt noch ein ganz larvenartiges Gepräge; sogar der Fettkörper und das Muskelsystem derselben sind in ihr erst eben angelegt, ja in sehr jungen Individuen von *Termitoxenia Assmuthi* fand ich sogar noch den embryonalen Dottersack vor. Nachdem die stenogastre Imagoform das Licht der Welt erblickt hat, wächst sie durch eine „imaginale Entwicklung", welche die Stelle der sonstigen Larvenentwicklung vertritt, allmählich zur physogastren Imagoform heran (Tafel IV, Fig. 3 u. 6), welche das ausgewachsene Tier darstellt. Zuerst kommen in jedem Individuum die männlichen Keimdrüsen zur Reife, dann erst die Eierstöcke; daher liegt hier ein „protandrischer Hermaphroditismus" vor. Hand in Hand mit der Entwicklung der Ovarien geht eine immer stärker werdende Physogastrie, bis das erwachsene Insekt schließlich einem weißlichen Sacke gleicht, der an dem Vorderkörper wie an einem kleinen schwarzen Stielchen hängt. Übrigens vermögen diese Tierchen trotz ihrer Dickleibigkeit doch mittels ihrer langen, kräftigen Beine rasch zu laufen, wie P. Aßmuth an *Termitoxenia Assmuthi* beobachtete. Den Platz der sonstigen Vorderflügel der Zweiflügler nimmt bei den *Termitoxeniidae* ein Paar ruder- oder hakenförmiger Anhänge des Mittelrückens ein (Tafel IV, ap in Fig. 1 u. 2, ferner Fig. 4 u. 5), die zu einer Reihe wichtiger biologischer Funktionen dienen, nur nicht zum Fliegen. Sie sind Gleichgewichtsorgane, welche als Balancierstangen die Erhaltung des Äquilibriums beim Laufen der Tiere regeln; sie sind Transportorgane, an denen die kleinen, zarten Gäste von ihren Wirten ergriffen werden können, ohne Schaden zu leiden; sie sind ferner wichtige Sinnesorgane, indem der Vorderast eines jeden Thorakalanhanges einen mächtigen

[1] Nach einer Schnittserie eines alten Exemplars von *T. Braunsi*, das einen Embryo umschließt.

Nervenstamm führt und mit Tastborsten besetzt ist; sie sind endlich die hauptsächlichsten Exsudatorgane dieser echten Gäste, indem der Hinterast eines jeden Thorakalanhanges eine hohle, blutführende Röhre bildet, an deren oberem Ende eine Gruppe großer membranöser Poren sich befindet (Tafel IV, pp in Fig. 4 u. 5); wie überhaupt bei den physogastren Termitengästen, so ist nämlich auch hier das Exsudat, welches dem echten Gastverhältnisse dient und von den Wirten eifrig abgeleckt wird, — ein Element der Blutflüssigkeit der Gäste[1]. Hinter den erwähnten Thorakalanhängen des Mittelrückens, die den Vorderflügeln der Dipteren entsprechen, steht auf dem Hinterrücken ein Paar winzig kleiner, sehr ursprünglich gestalteter Schwingkölbchen, die mit echten Dipterenschwingern wesentlich gleichartig sind.

Nun wollen wir uns vom entwicklungstheoretischen Standpunkt aus mit diesen interessanten Geschöpfen ein wenig beschäftigen. Welches Recht haben wir überhaupt, diesen Tieren ihre systematische Stellung in der Ordnung der Zweiflügler anzuweisen? Sie besitzen ja statt der zwei Flügel ganz andere Organe. Sie haben überdies teils eine unvollkommene Verwandlung *(Termitoxenia)* teils gar keine *(Termitomyia)*, während bei den Zweiflüglern, selbst bei den lebendig gebärenden Pupiparen, niemals eine eigentliche Larvenform fehlt; hier aber treffen wir an ihrer Stelle die stenogastre Imagoform. Der protandrische Hermaphroditismus dieser winzigen Wesen ist endlich ein Merkmal, das sich bei keinem andern Mitglied der Kerbtierklasse als gesetzmäßige Erscheinung vorfindet. Vom Standpunkt der Konstanztheorie müßten wir daher sagen: Die *Termitoxeniidae* sind Kreaturen eigener Ordnung, die zwar manche Ähnlichkeit mit wirklichen Zweiflüglern aufweisen, z. B. in der Form ihrer Fühler, in der Bildung ihres Rüssels, der hier zum Aussaugen der Termitenbrut dient, im Besitze von schwingerähnlichen Organen an Stelle der Hinterflügel usw. Aber diese Ähnlichkeiten verschwinden gegenüber den obenerwähnten Verschiedenheiten, die sie von den Zweiflüglern trennen. Wenn daher diese Tiere in ihrem heutigen Zustande fix und fertig geschaffen worden sind, so müssen wir sie den Zweiflüglern als eigene Insektenordnung an die Seite stellen, nicht aber unter die Zweiflügler selber einreihen.

Die Entwicklungstheorie dagegen sagt: Diese sonderbaren Wesen sind ehemalige echte Zweiflügler, deren Abweichungen vom normalen Typus jener Insektenordnung sämtlich Anpassungscharaktere an die termitophile Lebensweise darstellen. Die eigentümlichen Anhänge des Mittelrückens (Tafel IV, ap in Fig. 1 u. 2, ferner Fig. 4 u. 5) gingen durch Umbildung aus den Vorderflügeln ihrer zweiflügeligen Ahnen hervor;

[1] Vgl. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Biolog. Zentralblatt 1903) 68 300 305.

denn die neue Form der Thorakalanhänge entsprach besser den veränderten Lebensbedingungen im Innern der Termitennester, wo das Fliegen gegenstandslos geworden war. Weiterhin fiel auch die individuelle Metamorphose der Vorfahren fort; indem die Entwicklung sich abkürzte, wurde das ehemalige Larvenstadium ausgeschaltet und durch die stenogastre Imagoform ersetzt; bei der Untergattung *Termitomyia* ist die Entwicklung noch mehr abgekürzt, indem hier die stenogastre Imagoform nicht mehr als Ei, sondern bereits als Imago zur Welt kommt. Diese Abkürzung und Vereinfachung der individuellen Entwicklung der *Termitoxeniidae* ist stammesgeschichtlich darauf zurückzuführen, daß die Ernährungsbedingungen jener Tierchen für sich und für ihre Brut in den Termitennestern sehr günstige waren. Wir finden nämlich als allgemeine Regel in der Insektenwelt, daß die Zahl der Eier eines Insektes im umgekehrten Verhältnisse steht zur Zahl der sich glücklich entwickelnden Eier und Larven desselben: je ungünstiger die äußeren Existenzbedingungen für letztere sind, desto größer ist die Zahl der Eier, die ein Insekt hervorbringt, um seine Nachkommenschaft zu sichern; je günstiger dagegen das Los der einzelnen Eier und Larven einer Insektenart sich gestaltet, desto geringer finden wir die Zahl der produzierten Eier. Daher wurde bei den *Termitoxeniidae* die Anzahl der Eier auf ein sehr bescheidenes Maß beschränkt; dafür konnte aber jeder einzelnen Eizelle eine um so reichlichere Menge von Nährstoff zugeführt werden (vgl. hierzu Tafel IV, Fig. 6, ov). Die Folge davon war eine Beschleunigung der individuellen Entwicklung, die zur Abkürzung und Vereinfachung des Entwicklungszyklus führte. Hieraus begreift sich, weshalb das Larvenstadium bei *Termitoxenia* ausfiel und durch die stenogastre Imagoform vertreten wurde; ebenso erklärt sich auch, weshalb bei der Untergattung *Termitomyia* schließlich diese Imagoform selbst nicht mehr als Ei, sondern bereits lebendig zur Welt kommt: hierin liegt nur eine konsequente Fortsetzung der Abkürzung und Vereinfachung des individuellen Entwicklungsprozesses.

Auch der Hermaphroditismus von *Termitoxenia* ist eine spätere Erwerbung, die im Laufe der Stammesgeschichte dieser kleinen Zweiflügler auftrat. Da dieselben im Innern von Termitennestern leben, konnte eine Kreuzung zwischen Individuen verschiedener Nester nicht mehr stattfinden, sobald die ehemaligen Vorderflügel zu Gebilden umgestaltet waren, die nicht zum Fliegen, sondern zu andern biologischen Zwecken dienten. Nachdem aber die Vorteile der Kreuzung entbehrlich geworden waren, hörte schließlich die Trennung der Geschlechter selber auf, deren Hauptzweck gerade die Vermischung zwischen möglichst verschiedenen Individuen derselben Art ist. Während bei andern Insekten in ähnlichen Fällen an die Stelle der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung die Parthenogenese tritt, entwickelte sich bei *Termitoxenia* dafür der Hermaphroditismus, der gewissermaßen eine noch höhere Vereinfachung der Fortpflanzungsweise darstellt.

So vermag uns die Entwicklungstheorie ein wirkliches Verständnis dafür zu bieten, wie die *Termitoxeniidae* aus gewöhnlichen zweiflügeligen Insekten stammesgeschichtlich hervorgegangen sind. Sie gibt uns dadurch zugleich auch den Grund an, weshalb wir diese Tierchen mit Recht zu der Ordnung der Zweiflügler stellen. Sie schließt ferner aus gewissen morphologischen Übereinstimmungen, die sich zwischen den Termitoxeniiden und den Musciden einerseits und den Phoriden anderseits finden, daß erstere Familie als ein Seitenzweig des Dipterenstammes aufzufassen sei, der mit den Musciden und den Phoriden an seiner Ursprungsstelle sich berührt, aber durch seine weitgehende Anpassung an die termitophile Lebensweise eine ganz eigene, absonderliche Entwicklungsrichtung einschlug.

Mag auch manches in dieser Erklärung heute noch hypothetisch sein, so müssen wir doch anerkennen, daß sich uns hier ein wirkliches naturwissenschaftliches Verständnis für die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Eigentümlichkeiten von *Termitoxenia* erschließt, die im innigsten Zusammenhang mit ihrer Biologie stehen. Ohne die Annahme einer wirklichen Stammesverwandtschaft dieser Tierchen mit echten Fliegen sind wir aber nicht einmal berechtigt, sie überhaupt noch als „Zweiflügler" systematisch zu bezeichnen; wir können dann nur mit der Konstanztheorie sagen: Diese Wesen sind entia sui generis, welche in ihrer heutigen Form geschaffen wurden als Gäste von bestimmten Termitenarten, die ebenso unmittelbar geschaffen worden sind wie ihre betreffenden Gäste. Auf diese Weise werden allerdings die tatsächlich vorliegenden Verhältnisse scheinbar befriedigend erklärt, indem sie auf die Weisheit und Allmacht des Schöpfers als auf ihre unmittelbare Ursache zurückgeführt werden. Wir ziehen jedoch die andere Auffassung vor, welche nur mittelbar die Weisheit und Allmacht des Schöpfers zu Hilfe nimmt, indem sie die natürlichen Ursachen zu erforschen sucht, durch welche die göttliche Weisheit und Macht jene tatsächlich vorhandenen zweckmäßigen Anpassungen auf dem Wege einer stammesgeschichtlichen Entwicklung zu stande gebracht hat; denn diese Hypothese beruht auf einer folgerichtigen Anwendung des Grundsatzes: Gott greift dort nicht unmittelbar in die Naturordnung ein, wo er durch natürliche Ursachen wirken kann, wenn einmal die von ihm gegebenen Naturgesetze schon vorhanden sind.

Auf einen Punkt in der individuellen Entwicklungsgeschichte von *Termitoxenia* müssen wir noch kurz eingehen, da er von besonderer Wichtigkeit für die stammesgeschichtliche Auffassung dieser Termitengäste ist: nämlich auf die Entwicklung der Rückenanhänge, welche die Flügel vertreten. Bei *Termitoxenia mirabilis* Wasm. aus Natal (vgl. Tafel IV, Fig. 2, ap), die zur Untergattung *Termitomyia* gehört, stellen diese Organe hakenförmige Gebilde dar, die aus zwei, miteinander nur unvollständig verwachsenen,

tracheenähnlichen Hautröhren bestehen; diese Gestalt, die gewissermaßen an die Atemröhren wasserbewohnender Insektenlarven erinnert, behalten sie hier unverändert bei, von der jüngsten stenogastren bis zur ältesten physogastren Imagoform. Auch die Gewebe, welche in diesen Röhren enthalten sind, bleiben in der individuellen Entwicklung des imaginalen Wachstums unverändert: der Hinterast als blutführendes Exsudatorgan, der Vorderast als nervenführendes Tastorgan. Bei der Untergattung *Termitoxenia* dagegen, bei *T. Havilandi* aus Natal, *T. Jägerskiöldi* vom Weißen Nil, *T. Heimi* und *Assmuthi* aus Ostindien, sind jene beiden ursprünglichen Hautröhren inniger mitsammen verwachsen und gleichen bei den jüngsten stenogastren Imagines (vgl. Tafel IV, Fig. 1, ap) ziemlich täuschend kleinen, stummelförmigen Flügeln; später ziehen sie sich jedoch allmählich zusammen und werden zu den ruderförmigen oder griffelförmigen verhornten Gebilden, wie man sie bei der erwachsenen physogastren Form trifft (vgl. die sehr stark vergrößerten Photogramme Tafel IV, Fig. 4 u. 5). Aber während sie bei den stenogastren Individuen der drei bisher bekannten Arten der Untergattung *Termitoxenia* sich untereinander sehr gleichen, sind sie in ihrer definitiven Vollendung bei den physogastren Individuen erheblich verschieden je nach der Art. Bei *T. Heimi* (Tafel IV, Fig. 4) von Ostindien bewahren sie auch in ihrer völligen Ausbildung noch eine größere Flügelähnlichkeit der äußeren Form als bei der ebenfalls ostindischen *T. Assmuthi* (Fig. 5), wo sie vielmehr stabförmig werden und sich dadurch weiter von der Flügelähnlichkeit entfernen, die sie in der Jugend (vgl. Tafel IV, Fig. 1) besessen hatten. Sehr auffallend ist es ferner, daß wir bei einer Art aus dem ehemaligen Oranjefreistaat, bei *Termitoxenia (Termitomyia) Braunsi* Wasm. ein vollkommenes Zwischenglied zwischen der Form der Thorakalanhänge von *T. mirabilis* und den übrigen vier Arten vorfinden. Noch auffallender ist aber der folgende mikroskopische Befund: auf den Schnittserien eines sehr jungen stenogastren Individuums von *T. Heimi* fand ich ein Entwicklungsstadium jener Anhänge, in welchem im ganzen Umfange des Hinterastes eine wirkliche Flügeladerung auftritt, die dann aber plötzlich wieder unterdrückt wird und bei den etwas älteren Individuen bereits fehlt.

Was sagen uns diese Tatsachen, entwicklungstheoretisch betrachtet? Sie bekunden, daß die Untergattung *Termitomyia (mirabilis* und *Braunsi)*, welche zugleich lebendiggebärend ist, auch in der Bildung ihrer Thorakalanhänge die am weitesten vom ursprünglichen Zweiflüglertypus abgewichene Form darstellt, während die Untergattung *Termitoxenia (Havilandi, Heimi, Assmuthi* und *Jägerskioldi)*, welche Eier legt, auch in der Bildung ihrer Thorakalanhänge den echten Zweiflüglern noch näher steht. Hieraus begreift sich, weshalb in der

individuellen Entwicklung der Thorakalanhänge bei letzterer Untergattung heute noch ein vorübergehender, gleichsam momentaner Rückschlag, ein echter Atavismus, auftritt, in welchem die ehemalige Flügeladerung der Ahnen noch einmal, gleichsam als Andenken an vergangene Zeiten, auftaucht, um dann sofort wieder zu verschwinden. Mit andern Worten: Die Entwicklungsrichtung zur Bildung eines wirklichen Flügels, die bei den Ahnen von *Termitoxenia* konsequent bis zum Abschluß verfolgt wurde, ist in den Anfängen der individuellen Entwicklung unserer heutigen *Termitoxenia* noch vorhanden, wird aber plötzlich unterbrochen und in andere Bahnen gelenkt, die zur Bildung von Thorakalanhängen ganz anderer Art führen. Bei der Untergattung *Termitomyia* dagegen, insbesondere bei *T. mirabilis*, verläuft die individuelle Entwicklung der Thorakalanhänge bereits von Anfang an in der neuen Bahn, ohne mehr ein flügelähnliches Stadium durchzumachen; diese Untergattung ist eben seit älterer Zeit und daher auch bereits in höherem Grade vom Dipterentypus entfernt. Vorliegende Erklärung, welche die Entwicklungstheorie uns bietet, scheint mir wirklich die einzig annehmbare wissenschaftliche Deutung der betreffenden Tatsachen zu enthalten, während dieselben Tatsachen für die Konstanztheorie nur ein unerklärliches „Naturspiel" sind.

Die 10 000 mikroskopischen Schnitte, die ich bisher von 60 Individuen aus 5 verschiedenen Arten der *Termitoxeniidae* angefertigt, um die Anatomie, die Entwicklung und die Lebensweise dieser interessanten kleinen Termitengäste zu studieren, geben uns somit auch wichtige Aufschlüsse zu Gunsten der Deszendenztheorie. Wir dürfen wohl ohne Übertreibung sagen: Wenn wir diese Familie der Zweiflügler nicht vom Standpunkte der Deszendenztheorie aus betrachten, so wird sie uns in morphologischer und in biologischer Beziehung ein völlig unverständliches Rätsel bleiben. Wir können somit die Deszendenztheorie schwerlich entbehren für eine vernunftgemäße Erklärung dieser naturwissenschaftlichen Tatsachen.

Daß man die hypothetische Stammesentwicklung der *Termitoxeniidae* nicht in darwinistischem Sinne aufzufassen habe, bedarf wohl keines ausführlichen Beweises. Die Selektionstheorie vermag zwar den äußeren Erklärungsgrund dafür zu bieten, weshalb die tatsächlich besser angepaßten Formen überlebten, während die minder existenzfähigen ausstarben; aber eine hinreichende innere Ursache für die Entstehung und gesetzmäßige Weiterentwicklung jener zweckmäßigen Abänderungen kann sie nicht angeben. Wenn die zweiflügeligen Vorfahren dieser sonderbaren Geschöpfe keine innere Anpassungsfähigkeit an die neuen Lebensbedingungen besaßen, so hätten sie auf das Vergnügen verzichten müssen, *Termitoxeniidae* zu werden, und die Termiten würden auf den Besitz so interessanter, hübscher Gäste heute noch vergeblich warten.

11. Schlußfolgerungen.

Wir könnten noch eine Fülle von ähnlichen Beispielen aus dem Reiche der Ameisengäste und Termitengäste sowie aus demjenigen ihrer Wirte selber unsern Lesern hier vorführen, z. B. die Entwicklung des „Sklavereiinstinktes“ bei den Ameisen, die von uns bereits an anderer Stelle behandelt wurde [1]. Aber die Schlußfolgerung würde doch stets die nämliche sein, die sich aus den obigen Beispielen bereits zur Genüge ergab: eine hypothetische Stammesentwicklung, sowohl der Arten wie ihrer Instinkte, müssen wir zwar annehmen, aber nicht eine der darwinistischen Hypothese entsprechende Stammesentwicklung. Dieses Ergebnis ist übrigens gar nicht neu. Schon vor 20 Jahren in unserer Abhandlung über Die Entwicklung der Instinkte in der Urwelt [2] waren wir zu demselben Schlusse gelangt, wenngleich noch nicht mit derselben Klarheit und Bestimmtheit wie heute. Es hat sich daher in unsern diesbezüglichen Anschauungen kein Wechsel vollzogen, sondern nur eine Klärung derselben infolge der zwanzigjährigen Beschäftigung mit unsern fachwissenschaftlichen Spezialstudien.

Fassen wir nunmehr das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung über Konstanztheorie und Deszendenztheorie, die uns in diesem Abschnitte beschäftigte, nochmals kurz zusammen.

Von den zwei Hypothesen, welche sich hier einander gegenüberstehen, hat die erste, nämlich die Konstanztheorie, allerdings scheinbar weitaus die meisten Tatsachen der unmittelbaren Beobachtung für sich, weil wir wenigstens jetzt in einer „Konstanzperiode“ leben. Daß gegenwärtig noch eine Stammesentwicklung der systematischen Arten stattfindet, ist daher nur ein seltener Ausnahmefall; als solchen konnten wir aus unserem Fachgebiete mit hinreichender Wahrscheinlichkeit nur die Entwicklung der *Dinarda*-Formen aufführen, welche bei zweien der hierher gehörigen vier „Arten“ bzw. „Rassen“ noch nicht abgeschlossen zu sein scheint.

Sobald wir aber tiefer eingehen auf die wissenschaftliche Prüfung eben jener Tatsachen, welche scheinbar für die Konstanztheorie sprechen, sobald wir — ganz abgesehen von der Paläontologie — die vergleichende Morphologie, Biologie und individuelle Entwicklungsgeschichte sorgfältig zu Rate ziehen, ändert sich die Sachlage ganz bedeutend zu Gunsten der zweiten

[1] Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, Münster 1901, III. Abschnitt, 2. Kap.; Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen (Allgemeine Zeitschrift f. Entomologie 1901, Nr 23 u. 24; 1902, Nr 1—21), 7. Kap. — Daß so offenbar degenerierte Formen wie die arbeiterlose Schmarotzerameise *Anergates atratulus* nicht in dem heutigen Zustand unmittelbar geschaffen wurden, sondern das Produkt einer natürlichen Stammesentwicklung sind, dürfte ziemlich einleuchtend sein.

[2] Vgl. Stimmen aus Maria-Laach XXVIII (1885) 481.

Hypothese, nämlich zu Gunsten der Deszendenztheorie. Wir haben an einer Reihe von Beispielen gezeigt, daß die systematischen Eigentümlichkeiten, welche die Arten, Gattungen und Familien der Ameisengäste und Termitengäste von ihren selbständig lebenden (d. h. nicht myrmecophilen oder termitophilen) Verwandten unterscheiden, als Anpassungscharaktere an die myrmekophile bzw. termitophile Lebensweise aufzufassen sind. Diese Anpassungscharaktere werden aber nur dann ursächlich verständlich, wenn man eine Stammesentwicklung der systematischen Arten annimmt. Die Konstanztheorie vermag über dieselben Charaktere nur insoweit einen befriedigenden Aufschluß zu geben, als sie die äußerst mannigfaltigen und zweckmäßigen morphologischen und biologischen Verhältnisse, welche hier vorliegen, als gegebene Tatsachen hinnimmt, für welche sie keine weitere ursächliche Erklärung verlangt als diese: Die betreffenden Arten sind zugleich mit ihren Wirten und für dieselben in ihrer heutigen Form ursprünglich geschaffen worden. So befriedigend diese Erklärung für denjenigen erscheinen mag, der nur Teleologe ist, so vermag sie doch den Naturforscher keineswegs vollständig zufrieden zu stellen. Denn er kann und muß mit seinem Denken zu der weiteren Frage fortschreiten: Sind wir denn nicht auch in der Lage, das Zustandekommen dieser zweckmäßigen Anpassungen durch natürliche Ursachen zu erklären? Und er beantwortet diese Frage auf Grund der Deszendenztheorie bejahend, wenn er sich auch über den hypothetischen Charakter der einzelnen Erklärungsversuche keineswegs einer optimistischen Täuschung hingibt.

Greifen wir noch einmal zurück auf unsere Gedanken zur Entwicklungslehre. Dort wurde gezeigt[1], daß die Annahme einer Stammesentwicklung der systematischen Arten in innigem Zusammenhange mit der kopernikanischen Weltauffassung stehe. Mit der geologischen Entwicklung unseres Planeten ist nämlich eine biologische verbunden, welche uns in der Paläontologie eine Aufeinanderfolge von verschiedenen Faunen und Floren bis auf jene der Gegenwart zeigt, eine Aufeinanderfolge, zu deren Erklärung wir durch die Grundprinzipien der christlichen Naturanschauung völlig berechtigt sind, natürliche Ursachen anzunehmen. Wir werden daher die Fauna und Flora der Gegenwart nicht mehr als eine in sich selber abgeschlossene, von ihren Vorgängern völlig unabhängige, mathematische Größe betrachten, für deren Existenzberechtigung der einfache Hinweis auf die Allmacht des Schöpfers genügte. Vielmehr werden wir die Pflanzen und Tiere der Gegenwart gleichsam als die Endfunktionen einer vorhergegangenen natürlichen Entwicklung aufzufassen und in die verborgenen

[1] Vgl. 8. Kapitel, S. 179.

Geheimnisse der Differenzialrechnung der Natur einzudringen suchen, welche diese Funktionen erzeugt hat. Und dieser Versuch ist, wie wir an den Ameisengästen und Termitengästen nachgewiesen haben, keineswegs eine leere, unfruchtbare Spekulation, die nur auf vage Vermutungen sich gründet; im Gegenteil, die Endresultate der Rechnung stimmen vielfach mit so überraschender Genauigkeit zu den durch jene Methode gegebenen Voraussetzungen, daß wir uns der Überzeugung kaum verschließen können: wir sind hier auf dem richtigen Wege zur Lösung dieses schwierigen Rechenexempels der Natur.

Da wir von zwei naturwissenschaftlichen oder naturphilosophischen Hypothesen, welche zur Erklärung für ein und dieselbe Reihe von Tatsachen aufgestellt werden, stets diejenige zu wählen haben, welche durch natürliche Ursachen mehr zu erklären vermag, dürfte es wohl kaum zweifelhaft sein, daß wir mit vollem Rechte der Deszendenztheorie vor der Konstanztheorie den Vorzug geben.

Jetzt dürfte es auch klar sein, welche praktische Bedeutung die Unterscheidung zwischen systematischen Arten und natürlichen Arten hat, die wir in unsern Gedanken zur Entwicklungslehre[1] aufstellten. Wir sagten dort, auf Grund einer gemäßigten Entwicklungstheorie müßten wir bestimmte Reihen von systematischen Arten, welche unter sich mit hinreichender Wahrscheinlichkeit stammesverwandt seien, zu dem Begriffe einer natürlichen Art zusammenfassen und auf eine gemeinschaftliche Stammform als auf ihren Ausgangspunkt zurückführen. Für die Erklärung des Ursprungs der betreffenden Stammformen tritt dann die alte Schöpfungslehre wiederum in ihr volles Recht ein: Die natürlichen Arten sind in ihren Stammformen von Gott ursprünglich aus der Materie hervorgebracht worden, während die Konstanztheorie sagte: Die heutigen systematischen Arten sind in ihrer jetzigen Form ursprünglich geschaffen.

Ich glaube daher, daß wir mit unsern obigen Ausführungen über Konstanztheorie und Deszendenztheorie bei den Ameisengästen und Termitengästen keineswegs der christlichen Schöpfungslehre Abbruch getan haben. Ob beispielsweise die einzelnen systematischen Arten der Keulenkäfer unmittelbar geschaffen wurden, oder ob wir sogar sämtliche systematische Gattungen und Arten der Unterfamilie der Keulenkäfer (Clavigeriden) zugleich mit den Gattungen und Arten der Unterfamilie der Tasterkäfer (Pselaphiden) zu einer natürlichen Art zusammenfassen, welche somit eine ganze weitverzweigte Käferfamilie von einigen hundert Gattungen und

[1] Vgl. 8. Kapitel, S. 197.

mehreren tausend systematischen Arten umschließen würde, das bleibt sich für die christliche Weltauffassung völlig einerlei. Ebenso gleichgültig ist es für die christliche Weltauffassung, ob wir die Arten der Familie der *Termitoxeniidae* als unmittelbar geschaffen annehmen, oder ob wir sie zu einer natürlichen Art mit den Zweiflüglerfamilien der Musciden und der Phoriden vereinigen. Die oben erwähnten tatsächlichen Befunde weisen uns auf den letzteren Weg als auf den richtigeren hin, und wir können diesen Weg getrost weiter verfolgen, ohne an unserem christlichen Glauben Schiffbruch zu leiden! Im Gegenteil — und das ist meine volle Überzeugung — die göttliche Macht und Weisheit zeigt sich in viel hellerem Lichte dadurch, daß sie durch die natürlichen Ursachen einer Stammesentwicklung das Zustandekommen jener äußerst mannigfaltigen morphologischen und biologischen Verhältnisse bewirkte, als dadurch, daß sie die betreffenden systematischen Arten unmittelbar schuf!

„Wenn der Schöpfer", so schreibt P. v. Hammerstein in der neuesten, sechsten Auflage seiner Gottesbeweise[1], „die einzelnen Tierarten nicht in ihrer gegenwärtigen Form geschaffen, sondern sie durch selbsttätige Entwicklung innerhalb einer langen Vorfahrenreihe zu ihrer heutigen Gestalt und ihren heutigen Instinkten hat heranwachsen lassen, so ist seine Weisheit und Macht nur um so größer. Falls daher auch die Entwicklungstheorie innerhalb bestimmter Grenzen sich bewahrheiten sollte, so wird dadurch der Schöpfer noch keineswegs beseitigt; im Gegenteil, ein allweiser und allmächtiger Schöpfer wird als erste Ursache für die Entwicklung der organischen Arten nur um so notwendiger und unentbehrlicher. Ein Vergleich wird dies veranschaulichen. Ein Billardspieler will 100 Kugeln zu ihren Zielen befördern: wozu gehört nun größere Kunstfertigkeit, dazu, daß er hundertmal stoße und jede Kugel einzeln in ihr Ziel bringe, oder dazu, daß er durch den Stoß einer Kugel auch alle übrigen 99 dahin dirigiere, wo er sie haben will?"

[1] Trier 1903, 150.

Zehntes Kapitel.

Zur Anwendung der Deszendenztheorie auf den Menschen[1].

Vorbemerkungen. Große Bedeutung dieser Frage 274.

1. Ist die „rein zoologische" Auffassung des Menschen berechtigt? 275. Nein; denn sie übersieht die Hauptsache: sein Geistesleben. Daher ist die Psychologie an erster Stelle befugt, über Wesen und Ursprung des Menschen zu urteilen 276. Einseitigkeit der rein zoologischen Auffassung des Menschen und ihre falschen Voraussetzungen 276. Karl E. v. Baer über die materialistische Erklärung des Geisteslebens 278. Für die Entstehung der menschlichen Seele ist ein „Schöpfungsakt" erforderlich 279. Was haben wir unter der „Schöpfung des Menschen" zu verstehen? St Augustinus über diese Frage 279. Philosophische Erwägungen über den Begriff der Schöpfung des Menschen 281. Die thomistische Lehre von der Aufeinanderfolge verschiedener Wesensformen in der individuellen Entwicklung des Menschen; Anwendung derselben auf die Deszendenztheorie 282. Inwieweit ist die Zoologie kompetent in der Beurteilung der hypothetischen Stammesgeschichte des Menschen? 283.
2. Wie steht es mit den tatsächlichen Beweisen für die tierische Abstammung des Menschen? 284. Wiedersheims „Zeugnisse" für dieselbe 285. Haeckels Anthropogenie und die 22 stammesgeschichtlichen Stufen in der individuellen Entwicklung des Menschen 286. Kritik des „biogenetischen Grund-

[1] Es sind von verschiedenen Seiten Bedenken erhoben worden gegen unsere Akzeptierung des Wortes Deszendenztheorie für die Lehre von der Stammesentwicklung der organischen Arten. Deszendenz bedeutet Abstammung, und da nach der Entwicklungslehre bestimmte Reihen von systematischen Arten untereinander stammesverwandt sind und die systematischen Arten der Gegenwart von andern ausgestorbenen systematischen Arten früherer Erdperioden abstammen, so scheint mir das Wort Deszendenztheorie oder Abstammungslehre völlig zutreffend zu sein. Wegen des Mißbrauchs, der mit der Deszendenztheorie von monistischer Seite getrieben worden ist, brauchen wir doch das Wort ebensowenig fallen zu lassen als den durch dasselbe bezeichneten Begriff. Zudem ist die Bezeichnung Deszendenztheorie für die Stammesentwicklung der Organismen nun einmal — wenigstens in wissenschaftlichen Kreisen — allgemein angenommen. Ich sehe daher nicht ein, was es nützen sollte, das Wort „Deszendenztheorie" ängstlich zu vermeiden und statt dessen zu sagen „Evolutionstheorie" oder „Transformationstheorie" oder „Adaptationstheorie" usw. Man könnte uns von gegnerischer Seite mit Recht bemerken, es sei ein Zeichen von Schwäche, vor einem Worte sich zu fürchten, nachdem man die Sache, die dasselbe bedeutet, annehmbar gefunden hat.

gesetzes“ und der Anwendung desselben auf den Menschen 287. Zweierlei Theorien über die Tierabstammung des Menschen 290. Erstens, seine direkte Stammesverwandtschaft mit den höheren Affen. Selenkas Beweise für dieselbe aus der Placentabildung 291. Friedenthals Entdeckung der „Blutsverwandtschaft“ des Menschen mit den Primaten 291. Eine direkte Stammesverwandtschaft des Menschen mit den höheren Affen ist unannehmbar 294. Zweitens, die indirekte, entfernte Stammesgemeinschaft des Menschen mit den Affen. Theorie von Klaatsch über den gemeinsamen Urahn beider 294. Paläontologische Gründe gegen diese Theorie 295.

Kritik der neueren paläontologischen und prähistorischen Beweise für die tierische Abstammung des Menschen 296. *Pithecanthropus erectus.* Derselbe ist nicht als ein Bindeglied zwischen Affe und Mensch anzusehen, sondern als ein großer, echter Affe 297. Der Neandertalmensch. Unsicherheit über das geologische Alter desselben 298. Schwalbes Theorie, nach welcher der Neandertaler und seine Zeitgenossen eine eigene Zwischengattung oder eine eigene Zwischenart *(homo primigenius)* zwischen Affe und Mensch bildeten 300. Macnamaras Widerlegung dieser Theorie 302. Prof. Brancos Urteil über den prähistorischen Menschen 302. Wer war der „Ahnherr“ des Menschen? Die Paläontologie kennt keine „Ahnen“ des Menschen 303. Staatsgefährlichkeit der rein zoologischen Auffassung des Menschen 304.

Bevor wir unsere vergleichende Prüfung der Konstanztheorie und der Deszendenztheorie schließen, dürfte noch eine Frage zu beantworten sein, die sich vielleicht manchem unserer Leser schon aufgedrängt hat. Wenn man die Unveränderlichkeit der systematischen Arten aufgibt und an ihre Stelle eine Entwicklung derselben innerhalb bestimmter Formenreihen setzt, deren jede eine „natürliche Art“ bildet[1], müssen wir dann nicht dasselbe Entwicklungsgesetz auch auf die höchste der systematischen Arten, auf den *homo sapiens,* anwenden? Über diesen Punkt hier noch einige orientierende Bemerkungen, die jedoch auf die dogmatisch-exegetische Seite desselben nicht einzugehen beabsichtigen.

Die hier zu behandelnde Frage ist so ernst und von so großer Tragweite für die höchsten Interessen der Menschheit, daß sie nicht mit bloßen Phrasen abgetan werden kann. Als eine solche Phrase möchte ich vor allem den Hauptbeweis bezeichnen, den man von materialistischer Seite für die tierische Abstammung des Menschen gewöhnlich vorbringt, und welcher lautet: Die Tierabstammung des Menschen ist ja zoologisch evident!

Gegen diese Phrase bemerke ich folgendes:

1. Sie beruht auf der stillschweigenden Voraussetzung, daß die Zoologie die einzige Wissenschaft sei, welche über die Herkunft des Menschen zu entscheiden habe.

---

[1] Vgl. hierüber 8. Kapitel, S. 197 u. 9. Kapitel, S. 271.

2. Sie beruht ferner auf der stillschweigenden Voraussetzung, daß die tierische Abstammung des Menschen durch die Zoologie *bereits tatsächlich bewiesen* sei.

Wir lassen uns jedoch in einer so wichtigen und folgenschweren Frage nicht mit stillschweigenden Voraussetzungen abspeisen. Daher werden wir hier kritisch zu prüfen haben:

Erstens: Ist die Zoologie wirklich die einzige Wissenschaft, welche über die Herkunft des Menschen zu entscheiden hat?

Zweitens: Wie steht es mit den tatsächlichen Beweisen, die von zoologischer Seite für die tierische Abstammung des Menschen geltend gemacht werden können?

1. Ist die „rein zoologische" Auffassung des Menschen berechtigt?

Wenn der Mensch gegenwärtig tatsächlich nichts weiter als ein höheres Tier wäre, wenn kein wesentlicher Unterschied zwischen Mensch und Tier bestände, dann läge es vielleicht nahe, die Frage, ob der Mensch vom Tiere abstamme, einfach folgendermaßen zu beantworten: „Wo käme er denn sonst her, wenn nicht von einem tertiären Säugetier?" Allerdings wäre diese Antwort nicht ganz wissenschaftlich, weil der Tatsachenbeweis noch fehlte; aber sie wäre doch wenigstens psychologisch naheliegend. In Wirklichkeit pflichten dieser Antwort, die wir der Kürze halber als *die rein zoologische* bezeichnen wollen, alle jene unbedingt bei, für welche die zoologische Auffassung von vornherein *die einzig maßgebende* ist. Leider müssen wir zu unserem Bedauern bemerken, daß es unter den Vertretern der modernen Zoologie nicht wenige gibt, die — bewußt oder unbewußt — auf dem Standpunkte zu stehen scheinen, *daß die Zoologie unsere einzige kompetente Erkenntnisquelle über das Wesen und die Herkunft des Menschen sei*[1]. Daher wollen sie auch nur jene Resultate der andern Wissenschaften anerkennen, die zu jener Voraussetzung stimmen. Aber diese Voraussetzung beruht auf einer ganz bedenklichen Einseitigkeit, und es wäre wohl wünschenswert, daß man gerade hier etwas mehr von der vielgepriesenen „Voraussetzungslosigkeit" bewiese. Obwohl selber Zoologe und von großer Hochachtung für die Zoologie und für ihre wissenschaftlichen Vertreter erfüllt, möchte ich doch einen Zoologen, der den Menschen *rein zoologisch* beurteilt, mit einem Setzerlehrling vergleichen, der das Wesen und die Herkunft einer Mozartschen Komposition bloß vom Standpunkt der Druckerschwärze betrachtet.

---

[1] Zur Kritik dieser Anschauung s. auch die Schrift von J. Grasset, Les limites de la biologie, Paris 1902.

Aber welche andere Wissenschaften sind es denn, die in der Frage nach dem Wesen und der Herkunft des Menschen außer der Zoologie noch mitzureden haben?

Da ist, ganz abgesehen von der Theologie, vor allem die Philosophie, und zwar ganz speziell die Psychologie als jener Zweig der Philosophie, der vom Geistesleben des Menschen handelt. Sie zeigt uns durch Selbstbeobachtung unsere eigenen Geistestätigkeiten und führt dieselben durch richtige Schlußfolgerung auf ein immaterielles, einfaches Prinzip zurück, das wir die geistige Seele des Menschen nennen. Sie zeigt uns ferner durch Vergleichung unseres Geisteslebens mit den Äußerungen des tierischen Seelenlebens, das auf die rein sinnliche Sphäre sich beschränkt, den himmelweiten Unterschied, der zwischen Mensch und Tier besteht. Dem Tiere fehlt das geistige Abstraktionsvermögen und deshalb auch die Willensfreiheit sowie sämtliche Äußerungen und Wirkungen beider; ihm fehlt der vernünftige Ausdruck der Wahrnehmungen und Gefühle in Form einer Sprache, ihm fehlt mit der Vernunft auch die Möglichkeit einer Wissenschaft, einer Religion, einer Moral. Das alles fehlt dem Tiere, weil der Mensch allein eine sinnlich-geistige Seele besitzt, die wesentlich verschieden ist von der bloß sinnlichen Tierseele[1].

Die hier erwähnten Unterschiede zwischen Mensch und Tier frischweg zu leugnen, wie es leider von oberflächlichen Denkern heutzutage oft genug geschieht, ist sehr bequem. Aber begründen kann man diese Leugnung nur dadurch, daß man die Psychologie als eigene Wissenschaft vernichtet, indem man die rein zoologische Betrachtungsweise als die einzig berechtigte Form der vergleichenden Psychologie von vornherein hinstellt. Man beachtet eben nur das, was dem Menschen mit dem Tiere gemeinsam ist, und sucht alles, was den Menschen vom Tiere unterscheidet, dadurch zu erklären, daß man behauptet, es müsse ja auch aus dem rein Tierischen sich graduell entwickelt haben — weil es sonst nicht da sein könnte! Da verrät sich offenbar wieder die oben gerügte Einseitigkeit des Setzerlehrlings; man setzt eben stillschweigend voraus, daß die zoologische Betrachtungsweise des Menschen die einzig kompetente sei, und auf diese falsche Voraussetzung gründet man sein ganzes Urteil über die menschliche Psychologie.

Auch Religion und Moral des Menschen existieren für den rein zoologisch Denkenden nur insoweit, als sie „aus tierischen Anfängen sich naturgemäß entwickelt haben". Alles, was darüber hinausgeht, bezeichnet

---

[1] Vgl. hierzu auch unsere früheren Schriften: Instinkt und Intelligenz im Tierreich[3], Freiburg 1899, und Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere[2], ebd. 1900; ferner: Menschen- und Tierseele, Köln 1904.

er frischweg als „Mythen", „Aberglauben", „Geistesknechtschaft" usw. Selbstverständlich ist hiermit auch der objektive Gehalt einer jeden Religion vollständig beseitigt, und mit diesem Gehalte verschwinden auch alle höheren Motive für die menschliche Moral. Von „Dogmen" — rein zoologische Dogmen wie das „biogenetische Grundgesetz" natürlich ausgenommen — kann für ihn keine Rede sein. Der Glaube an einen persönlichen Gott und Schöpfer gilt ihm daher als ein überwundener Standpunkt. Daß man aber die Existenz eines persönlichen, überweltlichen Schöpfers sogar aus zoologischen Tatsachen beweisen könnte —, diese Zumutung weist er mit Entrüstung zurück; denn dann wäre ja die Zoologie nicht mehr die „reine Zoologie", sondern mit Metaphysik verquickt! Aber auch hier zeigt sich wiederum eine bedauerliche Einseitigkeit der Auffassung.

Der „rein zoologisch Denkende" ist entweder ein Agnostiker, der behauptet, sein Denkvermögen könne über den Rahmen des zoologisch Erkennbaren nicht hinausgehen — und dann verurteilt er sich selbst zur geistigen Beschränktheit und schlägt sein Denken in unwürdige Fesseln. Oder er wagt als „Monist" über jene Schranke sich hinaus, indem er behauptet, das Alleins habe sich im Menschen zur höchsten Form des tierischen Daseins entwickelt — und dann hat er eben bereits aufgehört, rein zoologisch zu denken, und verbindet die Zoologie mit der Metaphysik nicht minder als derjenige, der aus den zoologischen Tatsachen auf die Existenz eines persönlichen, überweltlichen Schöpfers schließt; der ganze Unterschied besteht dann nur noch darin, daß der Theist richtig schließt, der Monist dagegen falsch. Auf seine „wissenschaftliche Voraussetzungslosigkeit" kann sich jedenfalls weder der Agnostiker noch der Monist mit Fug und Recht berufen.

Hiermit dürfen wir wohl von der rein zoologischen Auffassung des Menschen endgültig Abschied nehmen. Wir haben uns bei derselben deshalb so lange aufgehalten, weil wir zeigen wollten, daß sie eines denkenden Menschen gar nicht würdig ist. Hieraus ergibt sich auch klar genug, was wir von allen jenen Phrasen und Deklamationen zu halten haben, welche für die zoologische Evidenz der tierischen Abstammung des Menschen, sei es in akademischen Hörsälen oder in populärwissenschaftlichen Zeitschriften, vorgebracht werden. Sie besitzen gar keine Beweiskraft, weil sie allzu rein zoologisch sind, indem sie den Menschen nicht für das nehmen, was er ist, sondern für das, was er nach der rein zoologischen Auffassung sein sollte, nämlich für ein bloßes Tier. Wir dagegen wollen uns etwas höher erheben und neben der tierischen Seite des Menschen auch seine geistige Seele berücksichtigen. Diese geistige Seele ist aber wesentlich verschieden von der Tierseele und kann deshalb nicht durch natürliche Entwicklung aus einer Tierseele hervor=

gehen[1]. Auch die Seele des Kindes, welche zur Entwicklung ihrer geistigen Fähigkeiten erst der Entfaltung der sinnlichen Vermögen des Organismus bedarf, ist bereits wesentlich verschieden von der Seele eines Tieres; sonst könnte das Kind nie zum vernünftigen Menschen werden, ebensowenig als ein junger Affe es vermag.

Karl Ernst v. Baer, ohne Zweifel einer der edelsten und tiefdenkendsten Naturforscher der Neuzeit, charakterisiert die materialistische Verständnislosigkeit für den Begriff des Geistigen ganz vortrefflich durch einige Gleichnisse[2]. Jemand hört ein Horn blasen, erinnert sich vielleicht der Melodie, glaubt aber natürlich nicht, daß sich dieselbe von selbst abgespielt habe. Da spricht zu ihm eine Milbe, die in dem Horn saß, als es zu blasen anfing: Melodie? dummes Zeug! ich habe es wohl gefühlt, ein entsetzlicher Sturmwind war es, der mich aus dem Horn hinausschleuderte! Eine Spinne aber, die auf dem Horn saß, erklärt: Nichts da von Melodie, von Sturmwind! Vibrationen, bald rascher bald langsamer, waren es, das habe ich deutlich gefühlt! Beide, Milbe und Spinne, haben von ihrem Fachstandpunkt aus richtig geurteilt, aber beide besaßen kein Verständnis für die Melodie. Nehmen wir ferner an, im Innern Afrikas sei von einem Reisenden ein Heft mit Noten verloren worden. Ein gewöhnlicher Buschmann findet es und hält es einfach für ein Bündel trockener Blätter. Ein mit Europäern in Verbindung getretener Hottentott erkennt es bereits als Papier, ein europäischer Kolonist als ein Notenheft. Ein ausgebildeter Tonkünstler findet in ihm sogar Mozarts Ouvertüre zur Zauberflöte oder eine Beethovensche Symphonie. „So ist es mit der Beobachtung des Geistigen", sagt Baer. „Wer nicht Neigung und Verständnis zur Erkenntnis des Geistigen hat, mag es unerforscht lassen; nur urteile er nicht darüber, sondern begnüge sich mit dem Bewußtsein seines eigenen Ich. Ja, der Naturforscher hat eine gewisse Berechtigung, vor der Grenze des Geistigen stehen zu bleiben, weil hier der sichere Weg seiner Beobachtungen aufhört, und seine treuen Führer, der Maßstab, die Wage und der Gebrauch der äußeren Sinne, ihn hier verlassen. Nur hat er nicht das Recht zu sagen: weil ich hier nichts sehe und nichts messen kann, so kann auch nichts da sein, oder: nur das Körperliche, Meßbare hat wirkliche Existenz, das sog. Geistige geht aus dem Körperlichen hervor, ist dessen Eigenschaft oder Attribut. Er würde in letzterem Falle ganz so urteilen wie der Hottentott, der wohl Striche und Punkte sah, aber nichts von Musik, oder wie die gelehrte Spinne, welche die Vibrationen des Horns gezählt, aber die Melodie nicht gehört hat."

---

[1] Vgl. hierüber im 8. Kapitel S. 188 ff.

[2] Die folgenden Äußerungen v. Baers sind zusammengestellt bei Stölzle, K. E. v. Baer und seine Weltanschauung, Regensburg 1897, 342—343.

Diese Worte Ernst v. Baers seien allen jenen zur Beherzigung empfohlen, welche mit L. Büchner, Ernst Haeckel und andern Materialisten die Geistigkeit der menschlichen Seele für einen leeren Wahn erklären, weil sie über ihre einseitige Auffassung der Naturvorgänge erhaben ist.

Weil die Seele des Menschen geistig und deshalb von der Tierseele wesentlich, nicht bloß dem Grade nach, verschieden ist, deshalb kann sie nur durch Schöpfung entstehen, nicht durch Entwicklung. Deshalb hat selbst ein so hervorragender darwinistischer Entwicklungstheoretiker wie A. R. Wallace[1] gegen die geistige Entwicklung des Menschen aus dem Tierreich sich ausgesprochen. Da aber Seele und Leib des Menschen ein einziges Wesen bilden, deshalb nimmt auch der ganze Mensch eine Ausnahmestellung in der Natur ein. Es läßt sich daher in philosophischer Beziehung nichts dagegen einwenden, wenn man für die erste Entstehung des Menschen einen Schöpfungsakt fordert.

Der Mensch wird übrigens erst zum Menschen durch seine geistige Seele, und deshalb fand die Schöpfung des ersten Menschen dann statt, als seine geistige Seele geschaffen und mit dem „Leib aus Erde" verbunden wurde. Daß Gott sich einer bereits vorher durch natürliche Ursachen zu jener Vereinigung vorbereiteten Materie bediente, um sie mit der geistigen Seele als neuer Wesensform zu verbinden, dürfen wir ruhig annehmen[2], zumal schon der große Kirchenlehrer Augustinus dies angenommen

[1] Der Darwinismus. Eine Darlegung der Lehre von der natürlichen Zuchtwahl und einiger ihrer Anwendungen, Braunschweig 1891, 15. Kapitel, 734 ff.

[2] Aus diesem Satze in der ersten Auflage hat ein Rezensent in dem „Jahrbuch für Philosophie" ꝛc. (XVIII 458 ff), Dr E. Rolfes, herausgelesen, daß ich die tierische Abstammung des Menschen (dem Leibe nach) als meine eigene Überzeugung verteidige, worauf er dann den Beweis zu erbringen sucht, daß „die Meinung Wasmanns der Heiligen Schrift widerspreche". Mit welchem Rechte der Kritiker die Lehre von der tierischen Abstammung des Menschen als „Wasmanns Ansicht" ausgibt, kann jeder einsichtige Leser dieses Kapitels selber entscheiden. Es ist in der Tat befremdlich, wie man eine Ansicht, welche der Verfasser nach kritischer Prüfung aller Beweismomente für nicht hinreichend begründet erklärt, als des Verfassers eigene Ansicht hinstellen kann. Bezüglich der „Schriftwidrigkeit" jener Hypothese, welche eine Mitwirkung natürlicher Ursachen bei der ersten Hervorbringung des menschlichen Leibes für annehmbar hält, bin ich allerdings mit dem Herrn Rezensenten nicht ganz einverstanden; ich halte nämlich jene Schriftwidrigkeit nicht für so absolut feststehend, wie er es tut. Die vorliegende exegetische Frage hat nämlich nicht bloß eine theologische, sondern auch eine naturwissenschaftliche Seite und ist daher eine gemischte Frage. Wie vorsichtig man aber in seinem Endurteil über derartige gemischte Fragen sein muß, geht zur Genüge hervor aus dem Schicksal der kopernikanischen Weltanschauung, welche man ehemals auch für „evident schriftwidrig" hielt, bis man später zur Einsicht kam, daß die betreffenden Schrifttexte doch eine andere Erklärung zuließen. Daher befolge ich in der vorliegenden Frage lieber die goldene Regel des hl. Augustinus, welcher sagt:

zu haben scheint[1]. Wir überlassen es unsern atheistischen Gegnern, sich den Gott des biblischen Schöpfungsberichtes als „Töpfer in Menschengestalt“ vorzustellen, wie er „aus Lehm einen Adamsleib knetet“ und diesem dann die Seele „ins Angesicht einbläst“, eine anthropomorphe Anschauungsweise, welche bereits St Augustinus als *nimium puerilis cogitatio* bezeichnet hat[2].

Et in rebus obscuris atque a nostris oculis remotissimis, si qua inde scripta etiam divina legerimus, quae possint salva fide qua imbuimur alias atque alias parere sententias, *in nullam earum nos praecipiti affirmatione ita proiciamus, ut, si forte diligentius discussa veritas eam recte labefactaverit, corruamus:* non pro sententia divinarum Scripturarum, sed pro nostra ita dimicantes, ut eam velimus Scripturarum esse, quae nostra est; cum potius eam quae Scripturarum est, nostram esse velle debeamus. (De Genesi ad literam l. 1, c. 18; vgl. auch ebenda c. 19 u. 21 [Migne, Patr. lat. XXXIV 260—262].)

[1] Für den Hinweis auf die folgenden Zitate bin ich P. J. Knabenbauer S. J. zu besonderem Dank verpflichtet.

[2] Die betreffenden Stellen finden sich bei Augustinus: De Genesi ad literam l. 6, c. 11 u. 12 (Migne, Patr. lat. XXXIV 347—348). Wir führen hier folgende Zitate an: Proinde *formavit Deus hominem pulverem terrae,* vel limum terrae, hoc est de pulvere vel limo terrae; *et inspiravit* sive insufflavit *in eius faciem spiritum vitae, et factus est homo in animam vivam.* Non tunc praedestinatus; hoc enim ante saeculum in praescientia creatoris: neque tunc causaliter vel consummate inchoatus, vel inchoate consummatus; hoc enim a saeculo in rationibus primordialibus, cum simul omnia crearentur; sed creatus in tempore suo, visibiliter in corpore, invisibiliter in anima, constans ex anima et corpore. Der Stoff des menschlichen Leibes ist somit nach Augustinus bereits am Anfang der Schöpfung mit den übrigen Elementen geschaffen worden. Wie aber wurde dieser Stoff zum menschlichen Leibe? Darüber sagt Augustinus folgendes, indem er fortfährt: Iam ergo videamus, quomodo eum fecerit Deus, primum de terra corpus eius; post etiam de anima videbimus, si quid valebimus. Quod enim manibus corporalibus Deus de limo finxerit hominem, nimium puerilis cogitatio est, ita ut si hoc Scriptura dixisset, magis eum qui scripsit translato verbo usum credere deberemus, quam Deum talibus membrorum lineamentis determinatum qualia videmus in corporibus nostris. . . . Nec illud audiendum est, quod nonnulli putant, ideo praecipuum Dei opus esse hominem, quia cetera dixit et facta sunt, hunc autem ipse fecit: sed ideo potius, quia hunc ad imaginem suam fecit. . . . Non igitur hoc in honorem hominis deputetur, velut cetera Deus dixerit et facta sint, hunc autem ipse fecerit; aut verbo cetera, hunc autem manibus fecerit. Sed hoc excellit in homine, quia Deus ad imaginem suam hominem fecit, propter hoc quod ei dedit mentem intellectualem, qua praestat pecoribus. Und nochmals wiederholt St Augustinus einige Zeilen weiter: Nec dicendum est hominem ipse fecit, pecora vero iussit, et facta sunt: et hunc enim et illa per verbum suum fecit, per quod facta sunt omnia (Io 1, 5). Sed quia idem verbum et sapientia et virtus eius est, dicitur et manus eius, non visibile membrum, sed efficiendi potentia. Nam haec eadem Scriptura, quae dicit quod Deus hominem de limo terrae finxerit, dicit etiam quod bestias agri de terra finxerit, quando eas cum volatilibus coeli ad Adam adduxit, ut videret quid ea vocaret. Sic enim scriptum est: *et finxit Deus adhuc de terra omnes bestias* (Gn 1, 25). *Si ergo et*

Wir wissen wohl, daß jene Ausdrucksweise der Heiligen Schrift bildlich aufzufassen ist, aber wir wissen nicht, von welcher Beschaffenheit der Stoff war, den Gott zur Vereinigung mit der ersten menschlichen Seele im Schöpfungsakte des Menschen benutzte. Ein definitives Urteil von authentischer Seite liegt hierüber nicht vor.

Von rein philosophischem Gesichtspunkte aus können wir zur Lösung jener Frage nur wenig beitragen. Sicherlich gehört es nicht zum Begriffe der Schöpfung des Menschen, daß der ganze Mensch unmittelbar von Gott durch außerordentliches Eingreifen in die Naturgesetze hervorgebracht werde: der Leib und die Seele können auf verschiedene Weise von Gott geschaffen worden sein, ersterer mittelbar, letztere unmittelbar. Zum Begriff der Schöpfung des menschlichen Leibes genügt es, daß die Atome desselben von Gott ursprünglich geschaffen, und daß die Gesetze, nach denen aus jenen Atomen der

---

hominem de terra et bestias de terra ipse formavit, quid habet homo excellentius in hac re, nisi quod ipse ad imaginem Dei creatus est? Nec tamen hoc secundum corpus, sed secundum intellectum mentis, de quo post loquemur. Hieraus folgt dann der Schluß: Primus homo non aliter quam primordiales causae haberent, formatus fuit (vgl. De Genesi ad literam l. 6, c. 15 [Migne a. a. O. XXXIV 349—350]).

Die beiden Hauptgedanken des großen Lehrers scheinen folgende zu sein: Der Unterschied zwischen der Schöpfungsweise des Menschen und der Tierwelt liegt vorzüglich darin, daß Gott dem Menschen eine geistige Seele gab. Der menschliche Leib war dagegen durch die primordiales causae in den rationes seminales grundgelegt wie auch die übrigen körperlichen Lebewesen. Wie weit aber die causae primordiales und die seminales rationes in der Vorbereitung des Stoffes wirksam gewesen, entscheidet der heilige Lehrer nicht. Auf die Frage, wie der Stoff beschaffen gewesen sei, mit welchem Gott die menschliche Seele verband, geht er gar nicht näher ein, sondern erklärt einfach: superflue quaeritur, unde hominis corpus Deus fecerit (De Genesi contra Manich. l. 2, c. 7 [Migne a. a. O. XXXIV 200]). Dafür erörtert derselbe heilige Lehrer um so eingehender in 27 Kapiteln (De Genesi ad literam l. 7 [Migne a. a. O. XXXIV 355—371]) die Frage, welches die Natur und der Ursprung der menschlichen Seele sei. Mit vollem Recht betont Augustinus beim Unterschiede zwischen Mensch und Tier gerade die geistige Seele. Der Versuch, den Menschen nach seiner somatischen Seite (Gehirnentwicklung, aufrechter Gang usw.) vom Tiere absolut zu trennen oder ihn sogar, wie Bumüller versucht hat, zu einem eigenen Kreise oder Stamm des Tierreichs zoologisch zu erheben, ist von vornherein verfehlt, weil er die Nebensache zur Hauptsache macht; denn alle körperlichen Unterschiede zwischen Mensch und Tier sind im tiefsten Grunde dadurch bedingt, daß der menschliche Leib mit einer geistigen Seele verbunden ist. Durch sie steht er als animal rationale über dem ganzen Tierreich, während er seinem Leibe nach den höchsten Vertreter der Klasse der Säugetiere bildet. Vgl. unsere Besprechung von Bumüllers Schrift: Mensch oder Affe? in der Zeitschrift Natur und Offenbarung XLVIII (1902) 122—126; s. auch unsere kleine Schrift: Menschen- und Tierseele, Köln 1904.

menschliche Leib sich bildete, ebenfalls ursprünglich von Gottes Allmacht in die Materie gelegt worden seien. Daher können wir auch heute noch von jedem einzelnen Menschen mit vollem Rechte sagen, er sei ganz und gar „ein Geschöpf Gottes", sowohl der Seele als dem Leibe nach, obwohl nur die Seele unmittelbar geschaffen, der Leib dagegen durch natürliche Entwicklungsgesetze aus den elterlichen Keimzellen gebildet wird.

Wenden wir diese Erwägung auf die Schöpfung des ersten Menschen an, so bieten sich uns zweierlei Möglichkeiten. Einerseits könnte man es für angemessen halten, daß Gott den ganzen Menschen gleich in fertigem Zustande erschuf, wobei er sich allerdings zur Hervorbringung des menschlichen Leibes der schon vorhandenen Atome bediente; denn die Hauptsache im Menschen, die geistige Seele, konnte ja nur durch einen Schöpfungsakt entstehen. Anderseits erscheint es jedoch vielleicht manchem noch passender, daß Gott auch bei Hervorbringung des ersten Menschen, wie bei derjenigen der übrigen Naturwesen, sich der natürlichen Ursachen insoweit bediente, als sie fähig waren, zur Entstehung des ersten Menschen mitzuwirken. In ähnlichem Sinne lassen sich auch einige Ausführungen des hl. Augustinus de genesi ad literam deuten[1], obwohl es schwer sein dürfte, den ganzen und vollen Sinn seiner Worte zu erfassen.

Man könnte hier ferner erinnern an die Lehre des hl. Thomas von Aquin[2] von der zeitlichen Aufeinanderfolge verschiedener substantieller Wesensformen in der individuellen Entwicklung des Menschen, welche vom rein philosophischen Standpunkt aus die Annahme einer Präformierung des ersten menschlichen Leibes durch Entwicklung einigermaßen möglich erscheinen läßt. Im ersten Stadium seiner Embryonalentwicklung sollte eine bloß vegetative Seele, im zweiten Stadium eine animale (vegetativ-sensitive) Seele die Wesensform des menschlichen Keimes sein; erst im dritten Stadium sollte die geistige Seele geschaffen werden und an die Stelle der vorausgehenden Wesensform treten, welche die Materie zur Vereinigung mit der geistigen Seele vorbereitet hatte. Diese thomistische Anschauung ist zwar heute aus naturwissenschaftlichen Gründen aufgegeben; man nimmt jetzt meist an, daß die geistige Seele bereits im Augenblick der Empfängnis erschaffen werde. Aber da diese Aufeinanderfolge von Lebensformen in der individuellen Entwicklung in keiner Weise der späteren Einerschaffung der geistigen Seele widerstreitet, so würde auch an und für sich kein Widerspruch darin liegen, falls für den Körper des Menschen in ähnlicher Weise eine hypothetische Stammesentwick-

[1] Vgl. A. 2, S. 280.

[2] Vgl. S. Thomas, Summa theol. 1, q. 118, a. 2 ad 2; Contra Gentes l. 2, c. 89; De potent. q. 3, a. 9.

lung angenommen würde. Es ist also zuzugeben, daß jemand — absolut genommen — als möglichen Ausgangspunkt für die Entstehung des menschlichen Leibes eine von Gott geschaffene Urzelle annehmen und etwa sagen könnte, die ältesten Vorfahren des Menschen seien Organismen gewesen, die erst ein einfaches Zellenleben besaßen; später seien sie animale Wesen geworden, indem mit der höheren Differenzierung des organischen Lebens ein Nervensystem sich bildete und eine sensitive Seele entstand; diese Seele bereitete dann durch stufenweise Steigerung der Vollkommenheit des Organismus, namentlich aber durch die höhere Gehirnentwicklung, schließlich den menschlichen Leib vor, der geeignet war, von einer geistigen Seele informiert zu werden. Der Mensch wäre allerdings auch bei dieser Voraussetzung erst zum Menschen geworden im Augenblick der Erschaffung der geistigen Seele; aber in seinen vorhergehenden Stadien wäre er trotzdem niemals einfachhin Pflanze oder einfachhin Tier gewesen, sondern bereits ein im Werden begriffener Mensch; denn wie in der individuellen Entwicklung die Endform die eigentliche forma specifica darstellt, welche schlechthin das Wesen des ganzen Entwicklungszyklus bestimmt, so würde es sich auch in der hypothetischen Stammesentwicklung verhalten. Die ganze Entwicklung des Menschen hätte daher auch hier innerhalb ein und derselben natürlichen Spezies „Mensch" sich abgespielt [1], wenngleich die naturwissenschaftliche Systematik die Vorfahren des Menschen als besondere systematische Arten, Gattungen usw. klassifizieren müßte. Wir messen übrigens diesen Erwägungen bloß eine rein spekulative Bedeutung bei; denn zwischen der theoretischen Möglichkeit und der tatsächlichen Wirklichkeit einer derartigen Stammesentwicklung ist noch ein himmelweiter Unterschied. Hier beschäftigten wir uns nur mit den philosophischen Grundprinzipien der ersteren; auf die letztere Frage dagegen werden wir im zweiten Teile dieses Kapitels einzugehen haben.

Fassen wir nun das Ergebnis des ersten Teiles dieser Untersuchung nochmals kurz zusammen. Die Zoologie darf den Menschen seiner leiblichen Seite nach mit Recht als den höchsten Vertreter der Klasse der Säugetiere auffassen; dasselbe gilt auch bezüglich der Keimesentwicklung des Menschen, die nach Analogie derjenigen der übrigen Säugetiere verläuft. Auch in der Entwicklung der sinnlichen Vermögen seines Seelenlebens steht der Mensch als höchster Vertreter des Säugetierstammes da, und zwar eben deshalb, weil

[1] Bei dieser Entstehungsweise des menschlichen Leibes durch die organischen Entwicklungsgesetze bliebe daher auch die Würde des Menschen mindestens ebensogut gewahrt wie bei der Annahme einer direkten Bildung desselben aus dem anorganischen Stoffe. Sonst wäre es ja auch gegen die Würde des Menschen, daß sein Leib heute noch durch die Keimesentwicklung aus einer befruchteten Eizelle hervorgeht.

sein Gehirn vollkommener organisiert und höher entwickelt ist als dasjenige der übrigen Säugetiere. Bis hierher ist die Zoologie und die sich ihr anschließende vergleichende Nervenphysiologie wirklich kompetent. Die Philosophie kann sogar zugeben, daß, an sich betrachtet, eine Entstehung des menschlichen Körpers im Sinne der Entwicklungstheorie keineswegs unmöglich sei. Aber von welcher Natur und welchen Ursprungs das menschliche Geistesleben sei, in dieser Frage ist die Zoologie mit ihren Hilfswissenschaften nicht mehr kompetent, weil der Gegenstand außerhalb des Rahmens der zoologischen Erkenntnis liegt. Daraus folgt, daß die Zoologie auch für die stammesgeschichtliche Entwicklung des ganzen Menschen als solchen ebensowenig kompetent sein kann. Ihre Kompetenz beschränkt sich auf die somatische Seite dieser Frage, und auch hier kann sie kein endgültiges Urteil abgeben, weil Seele und Leib des Menschen zu einer Substanz verbunden sind. Die Frage nach der Abstammung des Menschen ist daher eine gemischte Frage[1], in deren Beantwortung die Psychologie die erste Stimme hat, weil sie den höheren Teil des Menschen berücksichtigt, während der Zoologie und ihren Hilfswissenschaften erst die zweite Stimme zufällt, da ihr Urteil nur auf den niedern Teil des Menschen sich beziehen kann. Nun sagt uns aber die Psychologie: Der höhere Teil des Menschen kann nicht tierischen Ursprungs sein; also bleibt für die Zoologie und ihre Hilfswissenschaften überhaupt nur noch die Nebenfrage zu beantworten: Müssen wir trotzdem vielleicht für den niedern Teil des Menschen einen tierischen Ursprung annehmen?

2. Die tatsächlichen „Beweise“ für die tierische Abstammung des Menschen.

Schon in unsern Gedanken zur Entwicklungslehre[2] machten wir nachdrücklich darauf aufmerksam, daß die Frage, inwieweit wir

[1] Daß diese Frage auch insofern eine gemischte ist, als neben den natürlichen Wissenschaften an erster Stelle die Theologie bei ihr mitzureden hat, da es sich bei der Schöpfung des Menschen um eine Glaubenslehre handelt, braucht wohl nach den obigen Auseinandersetzungen nicht mehr eigens bemerkt zu werden. Man kann es daher auch den Dogmatikern und Exegeten keineswegs verdenken, wenn sie in Anbetracht des nächstliegenden Sinnes im Schöpfungsbericht und mit Rücksicht auf Entscheidungen wie jene des Provinzialkonzils von Köln 1860 (tit. IV, cap. 14) mit großer Vorsicht und Zurückhaltung gegenüber der Abstammungslehre zu Werke gehen. Ein Zoologe, Botaniker oder Chemiker, der gar keine theologischen Kenntnisse besitzt, ist jedenfalls ebensowenig befähigt, in Glaubenslehren ein kompetentes Urteil abzugeben, als beispielsweise ein Theologe, der von Naturwissenschaft nichts versteht, dazu befähigt wäre, über die Stammesentwicklung der Ammoniten oder der Paussiden abzuurteilen. Dies möge den Herren Haeckel, Ziegler, Plate, Ladenburg usw. zur Beherzigung dienen: Sutor, ne ultra crepidam!

[2] S. im 8. Kapitel S. 185.

die Entwicklungslehre als tatsächlich begründet anzunehmen haben, nicht von bloßen aprioristischen Möglichkeiten abhänge, sondern vielmehr davon, inwieweit uns die Tatsachen einen wirklichen Beweis für eine Stammesentwicklung auf dem betreffenden Gebiete liefern. Es fragt sich somit auch hier: Wie steht es mit den gegenwärtig vorliegenden tatsächlichen Beweisen für die somatische Ableitung des Menschen von tierischen Vorfahren? Und die Antwort lautet: Sehr schwach, ja geradezu ungenügend!

Allerdings sind wir bereits längst daran gewöhnt, daß darwinistische Tendenzschriftsteller wie Haeckel, Wiedersheim usw. in einer übertriebenen und zum Teil sogar ganz falschen Weise die Ähnlichkeiten betonen, die zwischen dem Menschen und den höheren Tieren in körperlicher Beziehung bestehen, während sie die Verschiedenheiten[1] totschweigen. „Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit“, wie Wiedersheim uns denselben 1887 und sogar noch in der 1902 erschienenen dritten Auflage dieses Buches schilderte, wäre ja ein ganz schwerwiegendes Aktenstück für die tierische Abstammung des Menschen — wenn es nur nicht so viele Einseitigkeiten und tendenziöse Entstellungen enthielte; es ist leider charakteristisch für die darwinistische Beweisführung im schlimmsten Sinne des Wortes. Wollte man Wiedersheim glauben, so wäre der Mensch der Gegenwart eigentlich nur ein Mosaikbild aus lauter tierähnlichen Stücken und rudimentären Organen zusammengefügt, die er von seinen hochedeln Vorfahren ererbt hat. Es gibt kaum ein Organ des menschlichen Leibes, das Wiedersheim von seinem Standpunkte aus nicht zu einem Zeugnis für die tierische Abstammung des Menschen zu stempeln versucht hätte. Ja er schildert uns — ähnlich wie auch Haeckel in seiner Weise es getan — den unmenschlichen Vormenschen bis in die kleinsten Züge. Er weiß, wie sein Haarkleid ausgesehen hat, wie seine Hautmuskulatur beschaffen war, wie groß seine beweglichen Ohrmuscheln waren; er weiß, daß unsere Augen damals nicht nach vorne schauten, sondern seitlich am Kopfe angebracht waren, und daß zum Ausgleich für diesen Nachteil noch ein drittes Auge auf der Oberseite des Kopfes existierte, das wir heutzutage — Zirbeldrüse nennen. Er hat ferner die Länge des vormenschlichen Darmkanals gemessen und gefunden, daß dieselbe bedeutend größer war als gegenwärtig, weil derselbe damals nur zur Verdauung von Pflanzenkost diente. Er hat weiterhin die Entwicklung seines Schützlings verfolgt, wie dieser aus einem

[1] Über die körperlichen Verschiedenheiten von Mensch und Affe siehe auch die kleine Schrift „Mensch oder Affe?“ von J. Bumüller (Ravensburg 1900). Der Anschauung des Verfassers, daß der Mensch dem Leibe nach einen eigenen Kreis des Tierreiches bilde, kann ich aus zoologischen Gründen nicht beipflichten. Vgl. Natur und Offenbarung 1902, 122–126.

Pflanzenfresser zu einem Allesfresser wurde und eine größere Zahl von Schneidezähnen sowie mächtig vorspringende Eckzähne sich anschaffte, durch die er zu einem Raubtier sich umgestaltete, während sein Darmrohr sich entsprechend verkürzte. Bevor noch die Hand des Urmenschen den Steinhammer schwingen konnte, bildete das Gebiß seine Waffe, aus welchem vor allem die riesigen Eckzähne als natürliche Dolchmesser hervorragten. Zugleich entwickelten sich am Kehlkopfe unseres liebenswürdigen Erbonkels große Brüllsäcke, welche seiner Stimme mächtige Kraft und Tragweite verliehen und sie zu einem Schreckmittel für seine Feinde machten. So schildert uns Wiedersheim Zug für Zug unsere oder vielmehr seine Ahnen — allerdings nicht in einem wissenschaftlichen, sondern in einem durchaus phantastischen Bilde. Untersucht man kritisch seine sämtlichen „Zeugnisse“, so bleibt keines derselben als echt übrig. Das hat Hamann[1] in seiner Kritik des Wiedersheimschen Machwerks bereits zur Genüge bewiesen. Noch eingehender hat J. Ranke in seinem vortrefflichen Werke „Der Mensch“ die vorgeblichen „tierähnlichen“ (theromorphen) Bildungen des Menschen einer sorgfältigen Prüfung unterzogen und gezeigt, daß dieselben, soweit sie nicht auf Phantasie beruhen, als Hemmungsbildungen der typisch menschlichen Entwicklung aufzufassen sind. Mit den Träumereien von Wiedersheim und Haeckel, durch welche sie die zoologische Betrachtung des Menschen in Verruf gebracht haben, brauchen wir uns daher nicht weiter aufzuhalten.

Aber durchläuft der Mensch denn nicht nach dem Zeugnisse des berühmten biogenetischen Grundgesetzes, das Fritz Müller erfand und Ernst Haeckel vervollkommnete, in seiner embryonalen Entwicklung nochmals in rascher Aufeinanderfolge alle jene Entwicklungsstufen, die seine Vorfahren einst in ihrer Stammesgeschichte durchgemacht haben?

Ja, wenn wir Haeckel Glauben schenken dürften, dann wäre es so. Dann wäre erstens und zweitens das einzellige Stadium des menschlichen Eis eine Wiederholung der einzelligen Moneren- und Amöbenstufen seiner Stammesgeschichte; dann wäre drittens das Maulbeerstadium der menschlichen Keimesentwicklung eine Wiederholung der Synamöbenstufe in der Stammesgeschichte; dann wäre viertens das Keimblasenstadium eine Wiederholung der stammesgeschichtlichen Flimmerschwärmerstufe, fünftens das Gastrulastadium eine Wiederholung der fingierten Gasträa- oder Urdarmtierstufe, welche so glücklich war, nur aus einem Darme zu bestehen; sechstens käme dann in der individuellen Entwicklung die Wiederholung der Urwurmstufe, siebtens jene der Weichwurmstufe und achtens jene der Chordatierstufe. Hiermit schließt die erste Hälfte der menschlichen Ahnenreihe nach Haeckel, und die zweite höhere Hälfte beginnt, die von den Seescheiden (Ascidien) aufwärts

[1] Entwicklungslehre und Darwinismus 1892, 108 ff.

führt. Auf die Stufe der Chordatiere folgt nämlich neuntens jene der Schädellosen, die durch das berühmte Lanzettfischchen *(Amphioxus lanceolatus)* heute noch repräsentiert wird; dann kommt zehntens die Stufe der Unpaarnasen, wo wir ehemals Rundmäuler waren; elftens die Stufe der Urfische, wo unsere Ahnen Flossen und Kiemen besaßen und als Haifische lächelten; zwölftens folgt die Stufe der Lurchfische, dreizehntes jene der Kiemenlurche, vierzehntens jene der Schwanzlurche — zur Erinnerung an dieses Ahnenstadium sagt man auch heute noch manchmal zu einem Menschenkind: „Du kleine Kaulquappe, du!" Als fünfzehntes Stadium der menschlichen Embryonalentwicklung folgt sodann die Stufe der Uramnioten, als sechzehntes die Stufe der Stammsäuger oder Promammalien, als siebzehntes die Stufe der Beuteltiere, als achtzehntes die Stufe der Halbaffen, als neunzehntes die Stufe der Schwanzaffen, als zwanzigstes die Stufe der Menschenaffen, als einundzwanzigstes die Stufe der Affenmenschen — bis endlich im zweiundzwanzigsten Stadium die stammesgeschichtliche Stufe des *homo sapiens* erreicht ist, der nun als neugeborner Weltbürger zum Vorschein kommt!

Wir brauchen hier keine Satire der Haeckelschen „Anthropogenie" zu verfassen; es genügte vollständig, die 22 stammesgeschichtlichen Stufen, die der menschliche Embryo bis zu seiner Geburt „rekapitulieren" soll, hier wörtlich anzuführen, um die ganze bodenlose Phantastik dieses Erklärungsversuches darzulegen. Auf Grund einiger ganz oberflächlicher Ähnlichkeiten, die sich zwischen einzelnen Stadien der menschlichen Embryonalentwicklung und den vollendeten Stadien anderer Tiere — von den einzelligen Amöben bis zu den Wirbeltieren — zu zeigen scheinen, wird eine stammesgeschichtliche Parallele mit mehr Kühnheit als Logik konstruiert; die Lücken der menschlichen Ahnenreihe werden sodann mit leeren Phantasiegebilden ausgefüllt, indem die fehlenden Stufen des Stammbaumes einfach durch erdichtete Ahnenformen ersetzt werden, die man Urdarmtier, Uramniot, Urpromammal, Urbeuteltier, Uraffenmensch usw. benennt — und das heißt man: einen wissenschaftlichen Beweis für die tierische Abstammung des Menschen vermittelst des „biogenetischen Grundgesetzes" führen!

Diese Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes auf den Menschen müßte daher, wenn auch jenes „Gesetz" an und für sich zu Recht bestände, wenigstens als eine völlig willkürliche bezeichnet werden. Aber wir müssen uns jetzt fragen: Besteht das biogenetische Grundgesetz wirklich? Darf man auf Grund der Tatsachen den Satz aufstellen, daß die individuelle Entwicklung eines jeden Wesens stets nur eine abgekürzte Wiederholung seiner Stammesgeschichte sei? Nein, das darf man nicht; denn die Ausnahmen von diesem „Gesetze" sind weit zahlreicher

als die vorgebliche Regel. Weitaus die Mehrzahl der individuellen Entwicklungsstadien, welche die verschiedenen Tierarten heute durchlaufen, stimmt nicht mit den hypothetischen Stufen der Stammesentwicklung überein. Das war auch Haeckel nicht ganz verborgen geblieben, aber er hat sich in geschickter Weise zu helfen gesucht, indem er in der individuellen Entwicklungsgeschichte (Ontogenese) zwei verschiedene Elemente unterschied: die Palingenese *(πάλιν-γένεσις)*, welche die Stufen der Stammesentwicklung zum Ausdruck bringt, und die Cänogenese *(καινὴ γένεσις)*, welche die von der Stammesgeschichte abweichenden Stadien umfaßt. Diese Cänogenese sollte nach Haeckel eine Entwicklungsfälschung sein, welche die Natur sich erlaubt hatte unter dem Drucke der Anpassungsverhältnisse, denen die Keime der verschiedenen Organismen unterlagen. Es war allerdings eine recht unglückliche Ausdrucksweise, daß Haeckel hier von „Fälschungen" redete; wir nehmen lieber an, nicht die Natur habe ihre eigenen Gesetze gefälscht, sondern jene vorgeblichen Gesetze seien Fälschungen ihres tendenziösen Erfinders.

In Wirklichkeit haben wir als ursächliche Faktoren bei jeder individuellen Entwicklung die folgenden drei zu unterscheiden: Erstens die allgemeinen Wachstumsgesetze des lebenden Stoffes, welche auf den Vorgängen der Zellreifung und Befruchtung, der Zellteilung und des Zellenwachstums beruhen. Zweitens die speziellen Bahnen, welche jenen Wachstumsvorgängen durch die Abstammung von bestimmten Vorfahren, also durch unmittelbare Wirkung der Vererbung, angewiesen sind. Drittens endlich die speziellen Bahnen, welche jenen Wachstumsvorgängen durch die Anpassung des Organismus an äußere Einflüsse angewiesen und welche dann später ebenfalls durch Vererbung befestigt wurden. Das biogenetische Grundgesetz entstand einfach dadurch, daß man den zweiten jener drei Entwicklungsfaktoren aus seinem natürlichen Zusammenhang mit den beiden übrigen herausriß und ihn zu einem allgemeingültigen, selbständigen „Grundgesetze" stempelte. Daß dieses Verfahren — auch vom rein entwicklungstheoretischen Standpunkte betrachtet — ein durchaus einseitiges und daher ein völlig verkehrtes war, dürfte man im 20. Jahrhundert doch allmählich einsehen [1].

Wenden wir uns nun wieder zur Keimesentwicklung des Menschen. Daß dieselbe eine ganz allgemein gehaltene, unbestimmte Ähnlichkeit mit gewissen Stadien, die bei andern Tieren dauernd sind, aufweist, kann nicht befremden; das ist vielmehr ganz selbstverständlich; denn die Keimesentwick-

[1] Vgl. auch J. Reinke, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Laminariaceen, Kiel 1903, Nr 13: Die Laminariaceen und Haeckels biogenetisches Grundgesetz 57 ff.

lung schreitet ihrer inneren Natur nach, vermöge der Wachstumsprozesse, aus denen sie sich zusammensetzt, notwendig vom Einfachen zum Zusammengesetzten, vom Allgemeineren zum Spezielleren fort. Daher muß sie von einem einzelligen Stadium ihren Ausgang nehmen und verschiedene mehrzellige Stadien durchlaufen, die immer bestimmter dem Endtypus der Entwicklung sich nähern; die Entwicklung des ganzen Embryo wie seiner einzelnen Teile muß daher in verschiedenen Stadien notwendig auch verschiedene Stufen der Vollkommenheit zeigen, bis endlich das Ziel der Entwicklung erreicht ist. Alle diese Vorgänge könnten gerade so erfolgen, auch wenn gar keine hypothetische „Stammesgeschichte" vorausgegangen wäre! Wie darf man also mit Haeckel behaupten, die menschliche Keimesentwicklung sei eine ganz evidente Rekapitulation seiner Stammesgeschichte? Das ist einfachhin Phantasie!

Es gibt zwar in der individuellen Entwicklung mancher Tiere gewisse Stadien, welche in der Tat nur als eine Wirkung der Stammesgeschichte ursächlich erklärt werden können. Wir verweisen hierfür auf unsere früheren Ausführungen Konstanztheorie oder Deszendenztheorie?, wo wir bei der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* das vorübergehende Auftreten einer wirklichen Flügeladerung in der individuellen Entwicklung der Thorakalanhänge fanden und dasselbe daraus erklären mußten, daß die Vorfahren von *Termitoxenia* einst wirkliche Zweiflügler waren [1]. Ähnliche Beispiele finden sich, allerdings recht selten, auch bei höheren Tieren. Kükenthal hat die interessante Entdeckung gemacht, daß die Bartenwale im Embryonalstadium Zähne besitzen, während die erwachsenen Wale bekanntlich keine Zähne sondern Barten aus „Fischbein" ihr eigen nennen. Anderseits haben die paläontologischen Funde ergeben, daß die älteren fossilen Wale der Tertiärzeit sämtlich zu den Zahnwalen gehörten, die zeitlebens ihre Zähne behalten. Wir sind daher nicht bloß berechtigt, sondern nahezu gezwungen, zu schließen, daß unsere heutigen Bartenwale von ehemaligen Zahnwalen abstammen, und daß die Embryonalzähne der ersteren ein stammesgeschichtliches Andenken seien, welches im übrigen keinen biologischen Zweck hat, da die Embryonen der Wale ebensowenig etwas zu „kauen" haben wie diejenigen anderer Säugetiere.

Derartige Beispiele lassen wir gerne als schwerwiegende Wahrscheinlichkeitsbeweise zu Gunsten der Deszendenztheorie gelten, weil sie bloß eine eindeutige Erklärung im Sinne der Abstammungslehre zuzulassen scheinen. Wenn man uns demnach auch in der individuellen Entwicklung des Menschen

[1] Vgl. oben im 9. Kapitel S. 266 ff; ferner: Die Thorakalanhänge der *Termitoxeniidae*, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung (Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1903, 113—120 und Tafel II u. III).

solche Stadien nachweisen könnte, welche wirklich nur als eine Nachwirkung der ehemaligen Stammesgeschichte erklärlich sind, so würde dadurch ein nicht zu unterschätzender Wahrscheinlichkeitsbeweis geliefert sein, daß der Mensch seinem Leibe nach von tierischen Vorfahren abstammt. Aber derartige Erscheinungen kennt man beim Menschen bisher nicht.

Falls man die vorgeblichen „Haifischflossen" oder „Fischkiemen" des menschlichen Embryos näher betrachtet, so findet man in ihnen Bildungen, die im Embryonalleben des Menschen eine wichtige biologische Rolle spielen und daher in den Entwicklungsverhältnissen des Embryos selbst ihren direkten Grund haben, ohne daß wir irgendwie genötigt wären, aus deren oberflächlichen Ähnlichkeiten mit wirklichen Flossen und wirklichen Kiemen den Schluß zu ziehen, daß unsere Vorfahren ehedem Fische gewesen seien. Jeder denkende Leser wird einsehen, daß zwischen derartigen phantastischen Deutungen und zwischen wirklich wissenschaftlichen Erklärungsversuchen ein himmelweiter Unterschied besteht. Wenn wir beispielsweise in der individuellen Entwicklung gewisser parasitischer Ruderfüßer unter den Krebstieren [1], z. B. in der Gattung *Lernaea*, sehen, wie diese Tiere im Jugendstadium noch gewöhnliche Kopepodenlarven sind, während das erwachsene Weibchen zu einem wurstförmigen Eiersack umgestaltet ist, so liegt es allerdings auf der Hand, daß uns hier die individuelle Entwicklungsgeschichte einen unzweideutigen Fingerzeig gibt für die Abstammung der parasitischen Gattung *Lernaea* von ehemals freilebenden Ruderfüßern, welche erst später durch Anpassung an die parasitische Lebensweise durch und durch umgewandelt wurden. Aber wir sagen nochmals: Derartige phylogenetisch unzweifelhafte Erscheinungen kennt man in der Entwicklungsgeschichte des Menschen nicht!

Hiermit dürften wir unsere Prüfung der „zoologischen Zeugnisse" für die tierische Abstammung des Menschen eigentlich schon schließen. Wir wollen jedoch vorher noch zur Orientierung unserer Leser über den neuesten Stand dieser Frage die beiden Haupttheorien kurz skizzieren, die sich bezüglich der tierischen Abstammung des Menschen gegenwärtig einander gegenüberstehen.

Die erste jener Theorien ist eigentlich nur eine Weiterbildung der Affentheorie von Karl Vogt. Sie nimmt eine unmittelbare, direkte Verwandtschaft des Menschen mit den menschenähnlichen Affen, den sog. Primaten, an, ja sie erklärt mit Friedenthal den Menschen sogar schlechthin für einen echten Affen. Die zweite jener Theorien hält dagegen eine direkte Stammesverwandtschaft des Menschen mit den heutigen Affen für ausgeschlossen; sie nimmt nur eine indirekte, entfernte Stammes-

[1] S. oben im 9. Kapitel S. 219, A. 1.

verwandtschaft beider an, indem sie beide von einer gemeinsamen hypothetischen Stammform herleitet, die in alttertiärer oder in vortertiärer Zeit gelebt haben soll.

Sehen wir uns nun die erste jener zwei Theorien etwas näher an. Sie wird von manchen neueren Zoologen vertreten und stützt sich auf folgende neuere Beweise. Selenka machte die Entdeckung, daß die höheren Affen gleich dem Menschen in ihrer Embryonalentwicklung eine einfache Disko-Placenta besitzen, während die niedern Affen eine Placenta bidiscoidalis aufweisen. Es wäre jedoch sehr voreilig, aus diesem Befunde auf eine direkte Stammesverwandtschaft des Menschen mit den höheren Affen schließen zu wollen. Das neue Argument ist seinem wirklichen Werte nach nicht höher anzuschlagen als alle übrigen längst bekannten morphologischen und embryologischen Ähnlichkeiten zwischen Mensch und Affe: denn auch hier bleibt noch die Frage zu beantworten: Sind jene Ähnlichkeiten eine Wirkung naher Stammesverwandtschaft, oder sind sie bloße Konvergenzerscheinungen, welche unabhängig von einer gemeinsamen Abstammung durch Anpassung an ähnliche Lebens- oder Entwicklungsverhältnisse bewirkt wurden?

Wie vorsichtig man sein muß in der Verwertung der Placentabildung für die Abstammungstheorie zeigt auch folgende Erwägung. Während bei den niedersten Säugetieren, den Monotremen, eine Placenta stets fehlt und bei den Beuteltieren nur ausnahmsweise und sehr unvollkommen vorhanden ist, stellt man die höheren Säugetiere als „Placentalier" wegen des Besitzes einer Placenta jenen beiden Unterklassen gegenüber. Anderseits kommt aber eine Placenta, wie bereits Aristoteles entdeckte und Johannes Müller im 19. Jahrhundert bestätigte, auch bei dem glatten Hai *(Mustelus laevis)* und bei seinen Verwandten aus den Gattungen *Mustelus* und *Carcharias* vor; die Gefäße derselben werden jedoch vom Dottersack, nicht wie bei den Säugetieren von der Allantois, geliefert. Neuerdings hat man das Vorhandensein einer Placenta sogar bei einigen Arthropoden (Gliederfüßern) angegeben, nämlich bei dem amerikanischen *Peripatus* nach Kennel und bei dem indischen Skorpion nach Poljansky[1]. Hieraus erhellt, daß die Bildung einer Placenta, und noch viel mehr ihre spezielle Beschaffenheit, an und für sich gar nichts mit einer direkten Stammesverwandtschaft der betreffenden Tiere zu tun hat. Sonst müßten ja die placentalen Säugetiere, an deren Spitze der Mensch steht, einen indischen Skorpion zum Urahnen haben!

Neuerdings glaubte jedoch Dr Hans Friedenthal[2] einen neuen Beweis gefunden zu haben, der wirklich für eine direkte Blutsverwandt-

[1] Zoolog. Anzeiger 1903, Nr 2, 49—58.

[2] Über einen experimentellen Nachweis der Blutsverwandtschaft (Pflügers Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiol. Abt. [1900], 494—508); Neue Versuche zur

schaft des Menschen mit den Primaten sprechen sollte. Da diese Friedenthalschen Mitteilungen in populärwissenschaftlichen Kreisen bereits einiges Aufsehen erregt haben und wahrscheinlich noch weiter erregen werden, wollen wir sie hier kritisch prüfen.

Die von Friedenthal entdeckte vorgebliche Blutsverwandtschaft zwischen Mensch und Primat besteht einfach darin, daß nach seinen — keineswegs vollständigen oder einwandfreien — Transfusions- und Reaktionsversuchen das Menschenblut auf die roten Blutkörperchen von Hundsaffen zersetzend wirkte, dagegen nicht auf diejenigen von Menschenaffen. Das Ergebnis selbst ist noch sehr zweifelhaft; denn erst wenige Versuche sind in jener Richtung angestellt worden, und diese wenigen Versuche ergeben nicht einmal ein völlig übereinstimmendes Resultat. Auch das Blutserum eines Hundsaffen *(Macacus sinicus)* löste nur in einigen Fällen die roten Blutscheiben des Menschenblutes, in andern dagegen nicht. Ob aber das Blutserum des Menschen die roten Blutkörperchen der Menschenaffen — und umgekehrt — niemals zu lösen vermöge, darüber sind wir noch ganz im unklaren. Es war daher ein voreiliger Enthusiasmus, wenn Friedenthal aus einigen „es scheint, daß“ usw. sofort ein allgemein gültiges Gesetz konstruierte, nach welchem der Mensch als „blutsverwandt“ mit den höheren Affen zu gelten hat.

Aber auch wenn dieses Ergebnis als richtig sich bestätigen sollte, so folgte daraus bloß, daß das Menschenblut gewisse chemische Eigenschaften mit dem Blute von Menschenaffen gemeinsam hat, während die betreffenden Eigenschaften dem Blute der Hundsaffen und anderer Wirbeltiere fehlen. Aus dieser Erscheinung auf eine direkte Blutsverwandtschaft des Menschen

---

Frage nach der Stellung des Menschen im zoologischen System (Sitzungsberichte der Kgl. Akademie der Wissensch. XXXV [Berlin, 10. Juli 1902] 830—835). — Vgl. auch Nuttall, Geo H. F., The new Biological test for blood in relation to Zoological classification (Proceed. Royal Soc. LXIX, London 1901—1902, n. 453, 150—153). — Nuttall hat das Blut von 18 Affenarten in Bezug auf seine Wirkung auf das Menschenblut untersucht und dabei gefunden, daß zwar alle diese Blutarten auf das Antiserum des Menschenblutes reagierten, aber in sehr verschiedenem Grade. Das Antiserum für Ochsenblut ergab ebenfalls eine Reaktion nicht bloß auf das Blut anderer Rinderarten, sondern auch eine etwas schwächere auf das Blut von Schaf und Ziege, von Antilope und Gnu, obwohl diese mit den Rindern systematisch nur entfernt verwandt sind. — Ferner hebt Friedenthal selber hervor, daß die blutlösende Wirkung des Serums einer Tierart auch von andern Faktoren abhänge, die mit der genealogischen Verwandtschaft nichts zu tun haben. Beim Serum des Aalblutes ist die Wirkung auf das Blut anderer Wirbeltiere am stärksten, beim Serum der Amphibien schwach, beim Serum der Reptilien und Vögel sehr stark usw. Aus der chemischen Reaktion zweier Blutarten aufeinander darf man daher keineswegs schlechthin für oder gegen die Stammesverwandtschaft der betreffenden Tiere schließen.

mit den Primaten im Sinne der Abstammungstheorie zu schließen, das ist jedoch keineswegs wissenschaftlich berechtigt; denn ein solches Schlußverfahren verwechselt offenbar zwei ganz verschiedene Begriffe: die Ähnlichkeit der chemischen Eigenschaften zweier Blutarten, und die Identität des stammesgeschichtlichen Ursprungs zweier Blutarten. Vertauscht man nun durch ein geschicktes Taschenspielerkunststück diese beiden Begriffe, so hat man allerdings die Blutsverwandtschaft des Menschen mit dem Schimpanse „ganz evident bewiesen“ — aber nur für ein urteilsloses Publikum. Der Beweis wäre nur dann logisch stichhaltig, wenn vorher feststände, daß die Ähnlichkeit in der chemischen Reaktion zweier Blutarten bloß auf direkter Stammesverwandtschaft ihrer Besitzer beruhen könnte. Aber davon kann keine Rede sein. Nach Friedenthals eigenen Versuchen vermochte das Blut von Krustaceen (des gemeinen Taschenkrebses *Cancer pagurus*) oder von Röhrenwürmern *(Arenicola piscatorum)* die roten Blutkörperchen der Silbermöwe oder der Ratte nicht aufzulösen; hier wird aber niemand auf den Schluß verfallen, die Ratten müßten somit von Röhrenwürmern oder die Silbermöwen von Taschenkrebsen direkt abstammen! Daher ist derselbe Schluß auch keineswegs berechtigt, wenn wir dieselbe Erscheinung zwischen dem Blute des Menschen und des Orang-Utang wiederfinden. Ja man könnte sogar das ganze Schlußverfahren umkehren und sagen: ebensowenig als die Ratte mit dem Taschenkrebs oder die Silbermöwe mit einem Röhrenwurm direkt stammesverwandt sein kann, ebensowenig kann der Mensch mit dem Orang-Utang direkt stammesverwandt sein; denn ebensowenig als das Blut des Taschenkrebses dasjenige der Ratte, oder das Blut des Röhrenwurms dasjenige der Silbermöwe aufzulösen vermochte, ebensowenig vermochte auch das menschliche Blut dasjenige des Orang-Utangs aufzulösen!

Beweisführungen, die man einfach umkehren kann, um das Gegenteil dessen zu beweisen, was sie beweisen sollten, sind offenbar sehr schwach. Ein und dieselbe Erscheinung, nämlich die physiologisch-chemische Indifferenz zweier Blutarten gegeneinander, wird bei Friedenthals Versuchen auf zweierlei verschiedene Weisen erklärt, je nachdem es ihm für seinen Zweck gerade paßt: zwischen dem Menschen und den höheren Affen soll die gegenseitige Indifferenz der Blutreaktion auf der großen Ähnlichkeit beider Blutarten beruhen, zwischen den niedern und den Wirbeltieren dagegen auf der großen Verschiedenheit beider Blutarten: dieselbe Wirkung wird also je nach subjektivem Bedürfnis auf zwei geradezu entgegengesetzte Ursachen zurückgeführt!

Es liegt daher auf der Hand, daß auch diese neuesten „Beweise“ für die Blutsverwandtschaft des Menschen mit den höheren Affen keineswegs zu dem Schlusse berechtigen, den man aus ihnen zog. Der von Hans Friedenthal

auf Grund der vorgeblichen Blutsverwandtschaft des Menschen mit den Primaten triumphierend ausgesprochene Satz: Wir stammen nicht bloß vom Affen ab, wir sind selber echte Affen, fällt daher in sich selber zusammen.

Die Affentheorie oder die Theorie von der direkten Verwandtschaft des Menschen mit den höheren Affen ist somit heute noch absolut unbewiesen. Ja wir können beifügen: sie wird wahrscheinlich niemals bewiesen werden; denn sie steht in schroffem Widerspruch mit der zweiten der oben erwähnten Theorien über die tierische Abstammung des Menschen, welche weit mehr Gründe für sich hat.

Wir wenden uns nun zu dieser zweiten Theorie. Sie nimmt keine Abstammung des Menschen von den Primaten an, ja nicht einmal eine nähere Verwandtschaft zwischen beiden. Der Mensch einerseits und die Affen anderseits sollen nach ihr die Endglieder zweier voneinander völlig unabhängigen, selbständigen Entwicklungsreihen darstellen, die nur an ihrer Basis zusammenstoßen in einer völlig hypothetischen gemeinsamen Stammform, welche im Beginne der Tertiärzeit oder wahrscheinlich noch vor dem Tertiär gelebt haben soll. Diese Ansicht wird von Professor Klaatsch in Heidelberg und von einer Reihe anderer Anthropologen vertreten. Was haben wir nun von dieser Theorie zu halten?

An und für sich ist sie weit annehmbarer als die „Affentheorie". Sie trägt der von den bedeutendsten Anthropologen wie Johannes Ranke, Rudolf Virchow, Julius Kollmann usw. oft betonten Erscheinung gebührende Rechnung, daß die Körperbildung des Menschen einerseits und der Affen anderseits gleichsam zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen des Säugetierstammes zum Ausdruck bringt, die in ihren Endpunkten sehr weit voneinander divergieren. In manchen Stücken, beispielsweise in der Entwicklung der Extremitäten, sind die Affen dem Menschen sogar „vorausgeeilt", während letzterer auf einer vergleichsweise tieferen Stufe stehen blieb. So erinnert z. B. die Hand des Menschen — entwicklungstheoretisch betrachtet — weit mehr an die Hand der zoologisch niedrig stehenden Halbaffen als an jene der höchsten Menschenaffen, und der menschliche Fuß ist von dem sog. Greiffuß der Affen völlig verschieden durch die eigentümliche Stellung der großen Zehe. Doch wir wollen hier nicht weiter auf die körperlichen Verschiedenheiten von Mensch und Affe eingehen. In Rankes zweibändigem Werke „Der Mensch" sind sie eingehend dargelegt, und auch die kleine Schrift von Bumüller „Mensch oder Affe?"[1] enthält eine zutreffende Darstellung der diesbezüglichen Unterschiede. Die voll-

[1] Ravensburg 1900; vgl. unsere obigen Bemerkungen S. 281 u. 285, A. 1.

kommenere Gehirnentwicklung des Menschen und der durch diese bedingte aufrechte Gang, der wieder mit entsprechenden Verschiedenheiten im Bau der Extremitäten verbunden ist, sind die Hauptmomente, die für unsere Frage in Betracht kommen und uns auch vom rein zoologischen Standpunkte aus dazu berechtigen, den Menschen körperlich als den Vertreter einer eigenen Ordnung der Säugetiere aufzufassen. Wir können daher in dieser Beziehung, aber auch nur in dieser, mit einer neueren Schrift von Moritz Alsberg[1] übereinstimmen, wenn er die Forschungen von Klaatsch und andern Anthropologen in den Schlußsatz zusammenfaßt,

„daß an eine direkte Abstammung des Menschen vom Affen überhaupt nicht zu denken ist, und daß von verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Mensch und Affe nur insofern die Rede sein kann, als beide nur an der Wurzel des gemeinsamen Stammbaumes miteinander verknüpft sind, was schließlich für alle Säugetiere gilt".

Sollen wir uns nun etwa dieser Ansicht über die tierische Abstammung des Menschen selber anschließen? Davon sind wir weit entfernt; denn die folgenden beiden wichtigen Bedenken stehen jener Theorie entgegen.

Erstens. Die von Klaatsch angenommene hypothetische Stammform des Menschen und der Affen, die in alttertiärer oder vortertiärer Zeit gelebt haben soll, ist einstweilen ein bloßes Gedankending[2]. Die Eigenschaften, welche der Entdecker dieser Stammform, die er den „allgemeinen Affentypus" nennt, zuschreibt, sind so unbestimmte und verschwommene, ja teilweise einander widersprechende, daß wir den betreffenden „Urahn" von Mensch und Affe bloß für ein Universale a parte rei halten können, das gar keiner realen Existenz fähig war. Daher hat auch Johannes Ranke auf dem Anthropologenkongreß zu Lindau 1899 gegenüber den Ausführungen von Klaatsch mit Recht bemerkt: „Das ist Phantasie, nicht Wissenschaft."

Zweitens. In der Frage nach der Abstammung des Menschen hat nicht bloß die vergleichende Morphologie, sondern auch die Paläontologie ein entscheidendes Wort mitzureden. Wir müssen uns daher bei der letzteren Wissenschaft erkundigen, was sie uns über die Ahnen des Menschen aus ihren fossilen Denkmälern zu berichten vermag. Und je weiter wir die hypothetische gemeinsame Stammform des Menschen und der heutigen Affen in die früheren Perioden der Erdgeschichte zurückverlegen,

---

[1] Die Abstammung des Menschen und die Bedingungen seiner Entwicklung. Kassel 1902, 77—78.

[2] Vgl. auch Stimmen aus Maria-Laach LVIII (1900) 471—477.

desto mehr Zwischenglieder zwischen jener Stammform und den heute lebenden extremen Ausläufern beider Stämme muß die Paläontologie uns aufweisen können.

Was sagt uns aber die Paläontologie hierüber? Sie sagt uns nicht etwa bloß: Das missing link zwischen Affe und Mensch ist immer noch nicht gefunden; denn von einem direkten Bindeglied zwischen beiden kann ja nach der Theorie von Klaatsch überhaupt gar keine Rede sein. Nein, die Paläontologie sagt uns weit mehr: sie erklärt uns auf Grund der neuesten Forschungsergebnisse: Wir kennen zwar den sehr artenreichen Stammbaum der heutigen Affen, der von jener hypothetischen Stammform aus seit der ältesten Tertiärzeit bis in die Gegenwart hinein sich hinzieht. — Zittels „Grundzüge der Paläontologie" zählen nicht weniger als 30 Gattungen von fossilen Halbaffen und 18 Gattungen von fossilen echten Affen auf, die vom Eocän an bis zum Ende der Diluvialzeit in den Erdschichten begraben liegen — aber zwischen jener hypothetischen Stammform und dem heutigen Menschen finden wir kein einziges Bindeglied; **der ganze hypothetische Stammbaum des Menschen weist keine einzige fossile Gattung, keine einzige fossile Art auf!**

Wie sonderbar! Wenn der Mensch wirklich aus einer gemeinsamen prähistorischen Stammform mit den heutigen Affen entsprungen wäre, dann müßte sich doch auch jener Ast des Stammbaumes paläontologisch nachweisen lassen, der zum Menschen geführt hat, nicht bloß derjenige, der zu den Affen der Gegenwart geführt hat! Diese ernste wissenschaftliche Wahrheit möchte ich allen denjenigen zur reiflichen Überlegung empfehlen, welche die tierische Abstammung des Menschen für tatsächlich bewiesen halten oder doch hoffen, sie werde bereits morgen oder übermorgen tatsächlich bewiesen sein; als kritischer Naturforscher muß ich die Befürchtung aussprechen, daß diese Theoretiker sich allzu rosigen Hoffnungen hingeben!

Wenden wir uns nun zu einigen Einzelbeweisen, die von paläontologischer bzw. von prähistorischer Seite in letzter Zeit für die tierische Abstammung des Menschen geltend gemacht wurden.

Da begegnet uns zuerst der berühmte „Affenmensch" *Pithecanthropus erectus* aus Java. Als sein Entdecker, der holländische Militärarzt Eugène Dubois, auf dem III. Internationalen Zoologenkongreß zu Leiden im September 1895 zum erstenmal die Fundstücke, die seinem *Pithecanthropus* zu Grunde lagen, der wissenschaftlichen Welt in langer Rede vorführte und sich bemühte, nachzuweisen, daß das betreffende Subjekt weder Mensch noch Affe, sondern nur ein Bindeglied zwischen beiden gewesen sein könne, da

übte Virchow als Ehrenpräsident jener Sitzung eine ebenso höfliche als ernüchternde Kritik an den Ausführungen des Redners[1]. Er zeigte, daß es nicht mit hinreichender Sicherheit feststehe, ob die betreffenden Fundstücke überhaupt einem und demselben Individuum angehörten, und daß es sich noch viel weniger entscheiden lasse, ob jenes Individuum ein Mensch oder ein Affe gewesen sei, da der Schenkelknochen mehr für den ersteren, das Schädeldach mehr für den letzteren Ursprung spreche; erst wenn es gelänge, ein vollständiges Skelett des *Pithecanthropus* zu entdecken, dann werde es wahrscheinlich möglich sein, ein endgültiges Urteil über die systematische Stellung desselben zu fällen. Trotz aller tendenziösen Mache, die zu Gunsten des neuen „Affenmenschen" in den folgenden Jahren veranstaltet wurde, besteht jene Kritik Virchows heute noch zu vollem Rechte. Es ist daher jedenfalls ein frevelhaftes Spiel mit der Wahrheit, wenn man aus so mangelhaften und so vieldeutigen Knochenresten, wie jene des *Pithecanthropus* von Dubois es sind, einen „evidenten Beweis" für die tierische Abstammung des Menschen macht, um ein weiteres Publikum dadurch zu täuschen.

Davon, daß der *Pithecanthropus erectus* ein wirkliches Bindeglied zwischen den höheren Affen und dem Menschen darstelle, kann gar keine Rede sein; denn da Mensch und Affe, vergleichend morphologisch betrachtet, die extremen Ausläufer zweier weit voneinander divergierender Entwicklungsrichtungen bilden, ist ein rezentes Bindeglied zwischen beiden, das erst in altdiluvialer oder jungtertiärer Zeit gelebt hat, von vornherein ausgeschlossen. Zudem besitzt jener *Pithecanthropus* neben manchen Eigentümlichkeiten, die ihn scheinbar zwischen Affe und Mensch stellen, auch andere, geradezu entgegengesetzte, die ihm seine Stellung zwischen den niedern und den höheren Affen der Gegenwart anweisen[2]. Professor Schwalbe, dem es doch sicher darum zu tun war, den *Pithecanthropus* möglichst hoch einzuschätzen und ihn dem Menschen möglichst nahe zu bringen, hat bei seiner Untersuchung des berühmten Schädeldaches aus Java selber auch auf jene letzteren Eigentümlichkeiten aufmerksam gemacht. Daher pflichten Klaatsch, Schwalbe und andere nicht allzu sanguinische Anthropologen der Auffassung von Eugène Dubois keineswegs bei, der sein Schmerzenskind *Pithecanthropus* um jeden Preis zu dem lange gesuchten und von Haeckel schon vor mehr als einem Vierteljahrhundert prophetisch vorhergesagten „Affenmenschen" machen wollte und noch immer machen will. Sie betrachten ihn vielmehr — und zwar mit größerem Rechte — als einen Seitenzweig des Affenstammes,

[1] Vgl. *Pithecanthropus erectus* auf dem III. internationalen Zoologenkongreß (Natur und Offenbarung XLII [1896] 109—112).

[2] Vgl. auch Alsberg a. a. O. 100 ff.

der infolge von sog. Konvergenzerscheinungen in manchen Punkten dem Menschen sich nähert. Der *Pithecanthropus* gehört daher gar nicht in die Stammesreihe des heutigen Menschen, sondern in die Stammesreihe der heutigen Affen! Hiermit hat er aber auch seine Rolle als Beweisstück für die tierische Abstammung des Menschen ausgespielt.

Hören wir noch einige neuere Urteile über den *Pithecanthropus*, die von ganz unverdächtiger Seite gefällt worden sind. Professor Richard Hertwig äußert sich in der sechsten Auflage seines „Lehrbuches der Zoologie" (1903, 604) über die dem *Pithecanthropus* zugeschriebenen Fundstücke folgendermaßen: „Die Stücke wurden auf ein Bindeglied zwischen Mensch und Affen bezogen: *Pithecanthropus erectus* Dubois, von anderer Seite als Reste echter Affen, von dritter Seite als Reste echter Menschen gedeutet. Am meisten hat die Ansicht für sich, daß die Skelettstücke einem gibbonartigen ausgestorbenen Affen angehörten, der eine ganz außergewöhnliche Körpergröße und ganz enorme Schädelkapazität und dementsprechend ein relativ sehr großes Gehirn besessen hatte. In dieser Hinsicht würde keiner der jetzt lebenden Anthropoiden dem *Pithecanthropus* gleichkommen."

Zu einem ganz ähnlichen Ergebnisse, daß nämlich der *Pithecanthropus* ein echter Affe von bedeutender Größe war, kam neuerdings auch Macnamara[1] durch seine vergleichende Untersuchung des Schimpansenschädels und des vielumstrittenen „Javaschädels" unseres *Pithecanthropus*. Die Untersuchung wurde mit den neuesten Messungsmethoden Schwalbes ausgeführt. Man vergleiche hierzu die Figur 39 auf S. 299, wo Kurve IV die Profilumrisse des Javaschädels und Kurve V jene des Schimpansenschädels darstellt. Ersterer unterscheidet sich von letzterem fast nur durch seine Größe, weshalb Macnamara sein Urteil dahin abgibt, daß „die Schädel des durchschnittlich erwachsenen männlichen Schimpansen und der Javaschädel so nahe miteinander verwandt sind, daß wir schließen, sie gehören zur gleichen Familie von Wesen" — also zu den echten Affen.

Doch der *Pithecanthropus* steht nicht mehr allein da; er hat in dem Neandertalmenschen einen etwas jüngeren Milchbruder gefunden, der ebenfalls weder ein heutiger Mensch noch ein heutiger Affe, sondern eine Zwischenform zwischen beiden gewesen sein soll. Es ist das Verdienst des Herrn Professors Schwalbe in Straßburg, diese Entdeckung gemacht zu haben[2].

[1] Kraniologischer Beweis für die Stellung des Menschen in der Natur (Archiv f. Anthropologie XXVIII [1903] 349—360).

[2] Vgl. G. A. Schwalbe, Der Neandertalschädel (Bonner Jahrbücher 1901, Hft 106, 1—72 u. Tafel I); s. auch Stimmen aus Maria-Laach LXI (1901) 107—108.

Aber so sehr wir auch das Genie Schwalbes darin bewundern, daß es ihm gelungen ist, zu den schon bestehenden elf Ansichten über den Neandertalmenschen noch eine zwölfte hinzuzufügen, so kann er doch für seine Deutung des Neandertalmenschen keinen größeren Glauben beanspruchen als die übrigen Autoren für ihre entgegengesetzten Anschauungen. Das wissenschaftliche Schicksal dieses Neandertalmenschen, der bald ein Idiot, bald ein mongolischer Kosak, bald ein alter Germane, bald ein alter Holländer, bald ein alter Friese, bald ein Vetter der Australneger, bald ein primitiver Urmensch, bald ein noch primitiverer Affenmensch wurde, hat zur Genüge gezeigt,



Fig. 39.
(Nach Macnamara.)
Umrisse der Sagittalmittelkurven, mit Lissauers Diograph gezogen:
I. Vom heutigen Engländerschädel. III. Vom Neandertalschädel.
II. Vom heutigen Australierschädel. IV. Vom *Pithecanthropus*-Schädel.
V. Vom Schimpansenschädel.

daß die uns von ihm überlieferten Skelettreste zu jenen vieldeutigen Funden gehören, aus denen jeder Forscher dasjenige machen kann, was er von vornherein in dieselben hineinlegt. Es wäre ein frevelhaftes Spiel, im Namen der „Wissenschaft" auf Grund eines derartigen Fundes zu erklären, das gesuchte Bindeglied zwischen Affe und Mensch sei jetzt entdeckt.

Die Unsicherheit der Deutung dieser Neandertaler Fundstücke wird noch dadurch erhöht, daß man sich über das geologische Alter derselben kein Urteil mehr bilden kann; denn wie Rauff[1] noch neuerdings betont, hat kein kompetenter Beurteiler das Skelett des Neandertalers in seiner ursprünglichen

[1] Über die Altersbestimmung des Neandertalmenschen und die geologischen Grundlagen dafür (Verhandl. d. Naturhist. Vereins Bonn 1903, 11–90 mit einer Tafel).

Lage *(in situ)* gesehen. Als Fühlrott, der wissenschaftliche Entdecker desselben, an die Fundstelle kam, hatten die Steinbrucharbeiter bereits den Lehm mit den Knochen aus der Höhle hinausgeworfen und zum Teil die Felswand hinabgestürzt. Daher bemerkte schon R. Virchow: „Ob sie (die Knochen) in diluvialem Lehm, wie angenommen wird, gesteckt haben oder nicht, hat niemand gesehen. . . . Die ganze Bedeutung des Neandertalerschädels hat darin beruht, daß von Anfang an der Nimbus um ihn sich verbreitet hat, daß er in diluvialem Lehm gelegen habe, der zur Zeit der alten Säugetiere sich gebildet hatte." [1] Der berühmte Neandertaler kann also auch jüngeren Ursprungs gewesen sein als die diluviale Schicht der betreffenden Höhle und erst später in dieselbe eingebettet worden sein. Damit würden aber alle Spekulationen über die entwicklungstheoretische Bedeutung desselben in sich selber zusammenfallen.

Zur näheren Erklärung der Ansicht Schwalbes über den Neandertalmenschen sei übrigens hier noch bemerkt, daß Schwalbe keineswegs eine direkte Verwandtschaft zwischen dem *Pithecanthropus* und dem Urmenschen des Neandertals annimmt; eine solche war bereits dadurch ausgeschlossen, daß ersterer einen Seitenzweig des Affenstammes bildet, während letzterer ein wirklicher Vorfahr des heutigen Menschen war. Schwalbe, Klaatsch und mit ihnen viele andere Anthropologen wollen vielmehr den Neandertalmenschen bloß insofern in eine Parallele mit dem *Pithecanthropus* bringen, als sie den ersteren für den Vertreter einer eigenen vormenschlichen Form ausgeben, welche weder ein heutiger Mensch noch ein heutiger Affe gewesen sein, sondern in mancher Hinsicht an den noch tiefer stehenden — aber einem andern Zweige des Stammbaums angehörigen — *Pithecanthropus* erinnern soll. Diese Anschauung ist ja an und für sich ziemlich harmlos, obwohl wir den von Schwalbe versuchten Nachweis, daß der Neandertalmensch gar keine Spezies des Genus *Homo*, sondern ein Zwischenglied zwischen diesem Genus und einem hypothetischen tierischen Vorfahren gewesen sein soll, für völlig mißlungen erachten und aus naturwissenschaftlichen Gründen entschieden zurückweisen; denn Virchow hat schon vor Dezennien gezeigt, daß heute noch manche moderne Menschen aus dem Volksstamme der Friesen einen „Neandertalschädel" als echt menschliche Kopfbedeckung mit sich herumtragen!

Wir können somit auch hier der Zukunft ruhig entgegensehen. Wenn sich bestätigt, daß der prähistorische Schädel von Spy, der Unterkiefer von La Naulette und die neuerdings bei Agram in Kroatien entdeckten zehn prähistorischen Skelettreste wirklich jene charakteristischen Merkmale aufweisen, die dem Neandertalschädel zukommen, so dürfen wir doch in dem Neander-

[1] Bei Ranke, Der Mensch II² 485.

taler und seinen Zeitgenossen immer noch keine „tierähnlichen Vormenschen" sehen, sondern nur wirkliche Menschen, die einer alten, prähistorischen Rasse angehörten. Die Abweichungen dieser Rasse vom heutigen Typus „Mensch", namentlich aber die stärkere Entwicklung des Unterkiefers, lassen sich sämtlich befriedigend aus der Anpassung an die damaligen Existenzbedingungen erklären, daß nämlich jener prähistorische Mensch einen härteren Kampf ums Dasein zu kämpfen, daß er härteres Brot zu essen und härtere Nüsse zu knacken hatte als seine verweichlichten Nachkommen, deren Kieferbildung infolge der feineren Ernährungsweise zarter und schwächlicher geworden ist. — Also auch mit dem

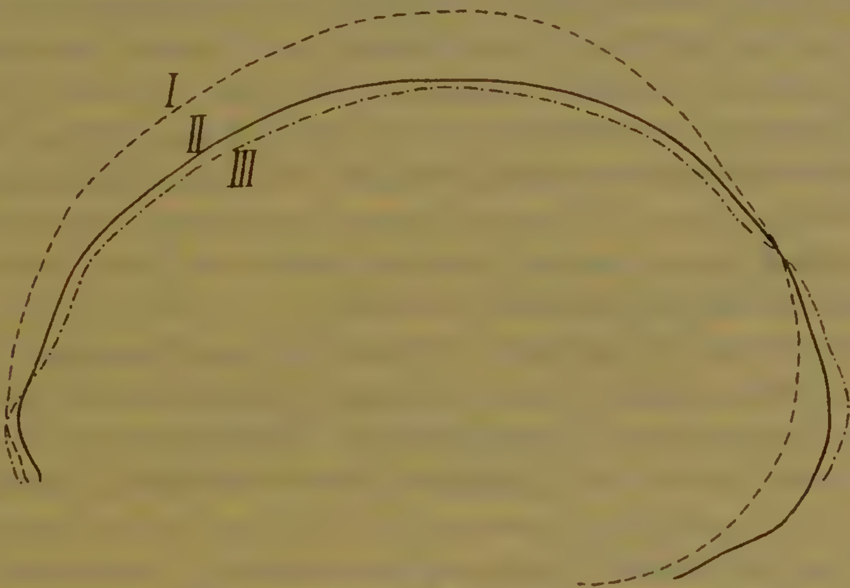


Fig. 40.
(Nach Macnamara.)
Umriß der sagittalen Mittelkurve:
I. Von einem alten brachycephalen Lappenschädel.
II. Von einem dolichocephalen Australierschädel. III. Vom Neandertalschädel.

Neandertaler Urmenschen ist für die tierische Abstammung des Menschengeschlechtes gar nichts anzufangen!

Allerdings hat es Professor Schwalbe in einem auf der 75. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Kassel am 23. September 1903 über „Die Vorgeschichte des Menschen" gehaltenen Vortrage versucht, aus der Neandertalrasse wenigstens eine eigene Menschenspezies zu machen, die er als Bindeglied zwischen die miocänen Affen und den heutigen Menschen stellt; von einer eigenen Gattung, die der Neandertaler noch 1901 repräsentieren sollte, wagt jetzt Schwalbe selbst nicht mehr zu reden. Aber auch diese neue Menschenart, welche Schwalbe den *Homo primigenius* oder „Urmenschen" nannte, ist wissenschaftlich nicht haltbar; sie muß vielmehr zu einer ganz gewöhnlichen Menschenrasse degradiert werden, wie sie heute noch in Australien sich vorfindet. Ein begeisterter Anhänger der Schwalbeschen

Schädeluntersuchungsmethode, N. C. Macnamara, hat nämlich jüngst im „Archiv für Anthropologie“ [1] das ganze Hypothesengebäude Schwalbes wieder umgestoßen, indem er zeigte, daß unter den heutigen Australiern und Tasmaniern dieselbe Schädelform, die den *Homo primigenius* charakterisieren soll, gegenwärtig noch vorkommt. Zum Belege hierfür verweisen wir auf die umstehenden Abbildungen S. 299 und 301 (Fig. 39 u. 40), welche aus Macnamaras Arbeit entlehnt sind. In Figur 39 sehen wir, daß der heutige Australierschädel (Kurve II) von dem Neandertalschädel (Kurve III) sich nur unbedeutend unterscheidet, während beide vom heutigen Engländerschädel (Kurve I) bedeutend verschieden sind. In der Figur 40 zeigt Kurve I einen alten kurzköpfigen (brachycephalen) Lappenschädel, während Kurve II einen langköpfigen (dolichocephalen) Australierschädel und Kurve III den gleichfalls langköpfigen Neandertalschädel wiedergibt. Auch hier sehen wir, daß die letztere Schädelform von derjenigen der heutigen Australier sich weit weniger unterscheidet als beide von dem Lappenschädel. Und doch bezweifelt niemand, daß die Lappen mit den Australiern zusammen in ein und dieselbe systematische Spezies *Homo sapiens* gehören. Dadurch ist aber der *Homo primigenius* von Schwalbe völlig gegenstandslos geworden.

Als Professor W. Branco, Direktor des geologisch-paläontologischen Instituts der Universität Berlin, auf dem V. Internationalen Zoologenkongreß zu Berlin am 16. August 1901 den Schlußvortrag Der fossile Mensch hielt, waren seine zoologischen Zuhörer sehr gespannt darauf, die Ansicht dieses kompetenten Fachmannes über die paläontologische Begründung der tierischen Abstammung des Menschen zu vernehmen [2]. Wer jedoch hochgespannte darwinistische Hoffnungen gehegt hatte, sah sich bald gründlich enttäuscht. Brancos Vortrag gestaltete sich vielmehr zu einer Widerlegung des von Ernst Haeckel auf dem IV. Internationalen Zoologenkongresse zu Cambridge am 26. August 1898 gehaltenen Tendenzvortrages Über unsere gegenwärtige Kenntnis vom Ursprung des Menschen.

Der Hauptinhalt des Brancoschen Vortrages gipfelte in folgenden Ausführungen: Der Mensch tritt uns als ein wahrer *Homo novus* in der Erdgeschichte entgegen, nicht als ein Abkömmling früherer Geschlechter. Während die meisten Säugetiere der Gegenwart lange fossile Ahnenreihen in der Tertiärzeit aufweisen, erscheint der Mensch plötzlich und unvermittelt in der Diluvialzeit, ohne

---

[1] Kraniologischer Beweis für die Stellung des Menschen in der Natur (Archiv f. Anthropologie XXVIII [1903] 349—360).

[2] Die folgenden Ausführungen beruhen auf den wörtlichen stenographischen Notizen, die ich während des Vortrages machte. Vgl. auch die Verhandlungen des V. internationalen Zoologenkongresses, Berlin 1902, 237—259, wo jedoch manche der wichtigsten mündlichen Aussprüche etwas abgeschwächt oder modifiziert wurden.

daß wir tertiäre Vorfahren von ihm kennen. Tertiäre Menschenreste fehlen noch, und die Spuren menschlicher Tätigkeit, die man aus der Tertiärzeit nachgewiesen zu haben glaubte, sind sehr zweifelhafter Natur. Diluviale Menschenreste finden wir dagegen häufig. Aber der Diluvialmensch tritt bereits als ein vollendeter *Homo sapiens* auf. Die meisten dieser ältesten Menschen besaßen einen Hirnschädel, auf den jeder von uns stolz sein könnte[1]. Sie hatten weder längere affenähnliche Arme noch längere affenähnliche Eckzähne: nein, der Diluvialmensch war jeden Zoll ein echter Mensch!

Als einzige Ausnahme hiervon gilt Herrn Branco der Neandertalschädel und das Skelett von Spy. Aber diese Ausnahmen sind — so hätte er noch beifügen können — zu dunkler und zu vieldeutiger Natur, als daß sie an der obigen Tatsache etwas zu ändern vermöchten. Zudem kommen ähnliche Ausnahmen ja auch bei den heutigen Menschen noch oft genug vor, worauf R. Virchow und J. Ranke bereits längst aufmerksam gemacht haben.

Daher gibt Branco weiterhin auf die Frage: Wer war der Ahnherr des Menschen? die folgende echt wissenschaftliche Antwort: „**Die Paläontologie sagt uns nichts darüber. Sie kennt keine Ahnen des Menschen.**“ In diesem Satze ist eigentlich die Quintessenz des ganzen Brancoschen Vortrags enthalten.

Daß es der Vortragende trotzdem für nötig fand, dem fachwissenschaftlichen Inhalt seines Vortrages zum Schlusse noch einen spekulativen Anhang beizufügen, in welchem er seine persönliche Ansicht dahin aussprach, der Mensch müsse aus zoologischen Gründen, unter denen die Friedenthalsche Entdeckung der „Blutsverwandtschaft“ des Menschen mit den Primaten den ersten Rang einnimmt, trotzdem nur als das höchstentwickelte Tier betrachtet werden, das kann uns nicht befremden; denn Branco sprach ja vor Zoologen, die wohl zum großen Teile den Menschen „rein zoologisch“ zu beurteilen gewohnt waren. Jedenfalls möchten wir hier den bedeutungsvollen Gegensatz konstatieren, der zwischen dem eigentlichen wissenschaftlichen Rumpfe des Brancoschen Vortrages und zwischen dem deszendenztheoretischen Schwanze desselben hervortrat. Im ersteren sprach Branco als Fachmann auf dem Gebiete der Paläontologie und kam dabei zum Schlusse: wir kennen keine Ahnen des Menschen; im letzteren dagegen, wo er nicht mehr als Fachmann sprach, fügte er zur Abschwächung jenes Ergebnisses hinzu: trotzdem müssen wir vom rein zoologischen Standpunkte aus an die Abstammung des Menschen vom Affen glauben! — Sapienti sat!

[1] NB. Das wurde in einer Versammlung von hervorragenden Zoologen aller Weltteile gesagt, deren Hirnschädel ohne Zweifel auf der denkbar höchsten Entwicklungsstufe steht.

Als die Teilnehmer des V. Internationalen Zoologenkongresses zu Berlin am Nachmittag des 14. August 1901 in einer schier endlosen Wagenreihe vom Reichstagsgebäude aus, wo sie ihre Sitzungen abhielten, zum Besuch des Zoologischen Gartens hinausfuhren, da begannen die Glocken der Kaiser-Wilhelms-Gedächtniskirche ein feierliches Trauergeläute, eben als unser Wagenzug der Einfahrt in den Zoologischen Garten sich näherte. Das Glockengeläute galt der Trauerfeier für die verstorbene Kaiserin Friedrich und fiel nur ganz zufällig mit der Paradefahrt der Herren Zoologen zusammen. Aber es hatte für mich unter diesen Umständen einen besonders schwermütigen Klang: es tönte wie das Grabgeläute der christlichen Weltauffassung beim Siegeszug der Zoologie. Ja, wenn jene „rein zoologische“ Auffassung, für welche der Mensch nichts weiter ist als ein höher entwickeltes Tier, zur allgemein herrschenden Weltanschauung der Zukunft wird, dann ist das Christentum und die ganze moderne Zivilisation, die auf den Pfeilern der christlichen Weltauffassung ruht, unrettbar verloren. Die „neue Weltanschauung“, nach der bereits jetzt die Sozialdemokraten sehnsüchtig Ausschau halten, wird dann der schrankenlose Egoismus von „höheren Bestien“ sein, deren gesellschaftliche Ordnung auf rein tierischen Grundlagen sich aufbaut und keinen Gott, keine unsterbliche Seele und keine Vergeltung im Jenseits mehr kennt. Dann gnade Gott dieser Zukunftsmenschheit!

Aber wir wollen hoffen, daß die wissenschaftlich denkenden Zoologen selber allmählich, solange es noch Zeit ist, einsehen werden, daß die „rein zoologische Auffassung“ nur den niedern Teil des Menschen berücksichtigt, und daß daher auch die rückhaltlose Anwendung der Deszendenztheorie auf den Menschen eine völlig verkehrte ist. Als wir bei unserer obenerwähnten Zoologenfahrt zum Besuche des Zoologischen Gartens an das Eingangstor desselben gelangt waren, sahen wir daselbst einen Wärter mit zwei jungen Schimpansen auf dem Arme postiert, die uns als „Kollegen“ bewillkommnen wollten. Die beiden Affenjünglinge grinsten uns so vertrauensselig an, als ob sie von unsern entwicklungstheoretischen Gesinnungen vollständig überzeugt wären und uns gerne zurufen möchten: „Brüder, reicht die Hand zum Bunde!“ Ich aber dachte mir: „Nein, meine lieben Tierchen, soweit sind wir, Gott sei Dank, noch nicht!“

Wir können daher unser Endurteil über die bisherigen „naturwissenschaftlichen Beweise“ für die tierische Abstammung des Menschen mit J. Reinke[1] in folgenden Satz zusammenfassen: „Der Würde der Wissenschaft entspricht es allein, zu sagen, daß sie über den Ursprung des Menschen nichts weiß.“

[1] Der gegenwärtige Stand der Abstammungslehre (Der Thürmer V, Okt. 1902, 1. Hft) 13.

Elftes Kapitel.

Schlußbetrachtung.

Der Felsen der christlichen Weltanschauung inmitten der Wogen der wechselnden Systeme menschlicher Wissenschaft 305. Die Wogenkämpfe am Fuße des Felsens vor 300 Jahren und heute 305. Der Felsen kann von den Wogen nicht gestürzt werden, weil niemals ein wirklicher Widerspruch zwischen Wissen und Glauben bestehen kann 307.

Mitten im Weltenmeere steht ein mächtiger Felsen schon seit nahezu 2000 Jahren. Und auf der Zinne des Felsens erhebt sich ein himmelanstrebender gotischer Dom, in dessen Hallen schon Millionen von Schiffbrüchigen Rettung gefunden haben. Zu den Füßen des Felsens aber wogt die See in ewigem Wechsel der Wellen, die bald sanft sich kräuseln und schmeichelnd die Fundamente der Felsenfeste umspielen, bald in stürmischer Brandung hoch aufspritzen bis zu deren Giebel, als ob sie Felsen und Kirche im Abgrunde begraben wollten.

Der Fels im Meere ist die christliche Weltanschauung, auf welcher die Kirche Christi mit ihrer göttlichen Offenbarung und ihren göttlichen Heilslehren ruht. Die Wellen aber, die zu den Füßen des Felsens ewig kommen und gehen, das sind die wechselnden Systeme der menschlichen Wissenschaft.

Es sind jetzt ungefähr 350 Jahre her, da regte sich ein wilder Wasserkampf am Fuße des Felsens. Viele Jahrhunderte lang hatte eine friedliche Welle seine Grundfesten umspült, so ruhig und freundlich, als ob sie mit ihnen verwachsen wäre. Da stürzte plötzlich eine mächtige Springflut heran und überwand in jahrhundertjährigem Kampfe ihre stille Vorgängerin. Die Bewohner des Felsens zitterten und bebten bei dem heftigen Aufruhr der Elemente; sie fürchteten, mit der lang befreundeten Welle werde auch der Felsen selbst in die Tiefe gerissen werden. Aber ihre Befürchtung erwies sich als unbegründet. Die alte Welle verschwand — aber der Felsen blieb stehen, und die neue Woge, die ihn anfangs so feindlich gepeitscht hatte, senkte sich allmählich und ruht nun friedlich selber zu den Füßen des felsigen Eilandes.

Der Wogenkampf, den wir soeben geschildert, war der Kampf zwischen dem ptolemäischen und dem kopernikanischen System. Ersteres hatte unsere kleine Erde irrtümlich zum astronomischen Mittelpunkt des Weltalls gemacht,

um den sich Sonne, Mond und Sterne drehen sollten. Letzteres dagegen stieß die Erde aus ihrer alten Zentralstellung hinaus, ließ ihr nur den Mond als Trabanten und machte sie zu einem der vielen Planeten von einer der vielen Sonnen, zu einem Atom im Weltenall. Da zitterten und bebten viele gläubige Gemüter, indem sie fürchteten, der Fels der christlichen Weltanschauung werde das Gleichgewicht verlieren, wenn die Erde sich um die Sonne drehe. Heute jedoch ist man längst darüber beruhigt. Die christliche Weltauffassung erwies sich als viel zu fest und viel zu erhaben, als daß die neue Naturanschauung sie hätte überwältigen können. Jetzt ruht vielmehr dieselbe, ehemals dem Felsen scheinbar so feindliche Woge ganz friedlich am Fuße des alten Felsens und spielt gleichsam kosend mit seinen Grundfesten. Kein Gebildeter zweifelt ja heute mehr daran, daß das kopernikanische System mit dem Christentum völlig vereinbar sei.

300 Jahre später erhob sich wieder ein Wogenkampf am Fuße desselben Felsens, 50 Jahre vor dem heutigen Tage. Damals umspielte die Welle der Konstanztheorie noch friedlich den Saum der Felsenfeste, und auch diesmal schien die Woge mit den Fundamenten des Felsens gleichsam verwachsen, so daß viele Bewohner des Eilandes glaubten, wenn die alte Welle einer neuen, stärkeren weiche, dann müsse auch der Felsen fallen und mit ihm die Kirche, die seine Zinnen krönt. Und diese neue Welle kam. Gleich einer mächtigen Sturmflut brach von England her die Entwicklungslehre über die Konstanztheorie herein; in dem Kampfe, der sich nun entspann, können wir heute schon den Ausgang ahnen, den er nehmen wird: Die alte Welle wird gehen, und die neue Welle wird bleiben, bis auch sie wiederum von einer stärkeren verdrängt wird. Aber die Bewohner des Felsens sollen nur ruhig sein. Wenn auch die alte Welle geht, der Fels wird doch feststehen bleiben bis zum Beginne der Ewigkeit!

Doch was sehe ich da auf dem weißen Kamme der Wellen, die heute noch hochaufbrausend bis zu den Zinnen des Felsens emporstreben? Tausende von kleinen Schaumbläschen, die sich einzubilden scheinen, daß sie den Felsen samt der Kirche verschlingen werden! Diese luftigen Bläschen sind die Vertreter des modernen Unglaubens, welche in der Entwicklungstheorie das beste Kampfesmittel gegen die christliche Weltauffassung gefunden zu haben glauben. Aber diese kleinen Schaumbläschen täuschen sich. Schon mächtigere Tropfen als sie haben es versucht, den Felsen zu überwältigen — sie sind heute längst zerronnen. Und auch diese neuen kampfesmutigen Schaumbläschen werden ebenso zerrinnen. Die Zeit ist vielleicht nicht mehr ferne, in welcher auch die neue Woge der Entwicklungstheorie ihren stolzen Kamm wieder senken und sich friedlich zu den Füßen des alten Felsens hinschmiegen wird.

Die Wellen des menschlichen Wissens sind ja keineswegs natürliche Feinde des Felsens der christlichen Weltauffassung. Nein, im Gegenteil, sie sind seine natürlichen Freunde; denn sie sind ja Geschöpfe derselben göttlichen Weisheit, die auch den Felsen und die hochragende Kirche auf dem Felsen geschaffen hat. Zwischen dem natürlichen Wissen und der übernatürlichen Offenbarung kann niemals ein wahrer Widerspruch bestehen, weil sie beide aus demselben göttlichen Geiste ihren Ursprung genommen haben. Dies ist vom Vatikanischen Konzil[1] bestimmt und klar ausgesprochen worden, und der hochselige Papst Leo XIII. hat in seiner Enzyklika Aeterni Patris[2] diese Wahrheit näher ausgeführt.

Wenn daher die Mächte der Finsternis heftige Stürme erregen, welche die Wellen des menschlichen Wissens gegen den Felsen des Glaubens schleudern, so sind nicht die Wellen daran schuld, sondern die Stürme. Aber diese Stürme des Abgrundes werden den Felsen Christi nie und nimmer zum Wanken bringen: Non praevalebunt adversus petram! Mögen die Wellen an seinem Fuße kommen und gehen, mögen sie sich glätten wie ein Spiegel oder, von feindlichen Mächten gepeitscht, berghoch sich aufbäumen — der Felsen der christlichen Weltanschauung wird unerschütterlich stehen bleiben bis an das Ende der Zeiten!

[1] Constitutio dogmatica de Fide catholica, c. IV. De fide et ratione.

[2] Vom 4. August 1879.

Nachträge.

Zu Kapitel 1, S. 5 oben.

Das experimentelle Studium der Gesetze der Vererbung und Variabilität ist neuerdings mit dem eigenen Namen Biometrie bezeichnet worden. Vgl. Chr. Schröder, Eine Sammlung von Referaten über neuere biometrische Arbeiten (Allgemeine Zeitschrift für Entomologie IX [1904], Nr 11—12, 228 ff). 1901 wurde in Cambridge (England) eine neue Zeitschrift gegründet unter dem Titel: Biometrica. A Journal for the Statistical Study of Biological Problems. Biometrie ist somit gleichbedeutend mit statistischer Biologie.

Zu Kapitel 1, S. 8.

Über die voraristotelische Tierkunde vgl. R. Burckhardt, Das koische Tiersystem, eine Vorstufe der zoologischen Systematik des Aristoteles (Verhandl. d. Naturforschend. Gesellsch. Basel XV [1902], Hft 3, 377—413).

Zu Kapitel 6, S. 102.

In dem Originalpräparate, welches in Fig. 21 abgebildet ist, treten die Centrosomen an den beiden Enden der Furchungsspindel in den Zellen c und d noch deutlicher hervor, als es hier auf der Abbildung sichtbar ist, und grenzen sich als kleine kreisförmige Gebilde von den umgebenden Plasmastrahlen ab.

Zu Kapitel 6, S. 150.

Für die Existenz wirklicher Kerne bei den Bakterien treten auch die folgenden neueren Autoren ein: R. Rayman und K. Kruis, Über die Kerne der Bakterien (Bulletin International de l'Académie des Sciences de Bohême VIII [1903]), und F. Vejdovsky, Über den Kern der Bakterien und seine Teilung (Zentralblatt für Bakteriologie, 2. Abt. XI [1904], 481—496). Vgl. das Referat in der Naturwissenschaftlichen Rundschau XIX (1904), Nr 29, 366—369.

Zu Kapitel 7, S. 153.

Die Unzulänglichkeit derjenigen Auffassung, welche in den vielzelligen Organismen ein bloßes Aggregat von Zellen sieht, ist namentlich von O. Whitmann hervorgehoben worden in seiner Abhandlung On the

inadequacy of the cell-theory of development (Wood's Hall Biological Lectures 1893). Der durch Zellbrücken vermittelte protoplasmatische Zusammenhang zwischen den einzelnen Zellen des Organismus, auf den wir wiederholt aufmerksam machten, ist nach Hammar sogar schon zwischen den Furchungskugeln der ersten Teilungsvorgänge des befruchteten Eis zu erkennen. Siehe J. A. Hammar, Über eine allgemein vorkommende Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren (Archiv f. mikroskopische Anatomie XLIX [1897]); Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? (ebd. LV [1900]). Vgl. auch Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte rc. Allgem. Teil, Jena 1902, 1. Lfg, 159—160.

Zu Kapitel 9, S. 232.

Eciton Foreli Mayr gehört als Soldaten= und Arbeiterform zu *Labidus Burchelli* Westw., der das Männchen derselben Art ist. Demnach muß nach den zoologischen Nomenklaturgesetzen der Name *Eciton Burchelli* Westw. für *Eciton Foreli* Mayr eintreten.

Berichtigung:

S. 198, Note 2, Zeile 3 und S. 249, Note 1, Zeile 4 lies: Museum XXV statt XXVI.

Alphabetisches Sachregister.

A.

Abstammung des Menschen 170 175 273 ff; beschränkte Kompetenz der Zoologie in dieser Frage 275 ff; die tatsächlichen Beweise für die Abstammung 284 ff; verschiedene Theorien der Abstammung des Menschen: Direkte Abstammung vom Affen 290 ff; entfernte Verwandtschaft des Menschen mit dem Affen 294 ff.
Abstammungstheorie s. Deszendenztheorie.
Acanthotermes 240.
Achromatin 50 ff.
Aenictus 239.
Aequorea, Befruchtungsvorgang 99.
Affe, Placentabildung 291; Blutsverwandtschaft mit dem Menschen 292 ff; fossile Affen 296.
Affenmensch s. *Pithecanthropus*.
Affentheorie 170 290 ff.
Afrikanisch-indischer Kontinent 244. [135.
Agame (geschlechtslose) Fortpflanzung 133
Ahnen des Menschen nach Wiedersheim 285 ff; nach Haeckel 286 ff; Zeugnisse der Paläontologie hierüber 296 ff 302 ff.
Albertus Magnus als Biologe 10 ff.
Alchemilla, Parthenogenese 114.
Aleocharinen 211 222 228 242; s. auch Kurzflügler.
Allantois 291.
Alveolartheorie Bütschlis 47 ff.
Ameisen, Zahl der Chromosomen 77; paläontologische Entwicklung 182 221; Parthenogenese 112; Systematik 206; Blattschneiderameisen 235; Pilzzüchter 235; Wanderameisen 231 ff 238 ff; Treiberameisen 231; s. auch *Aenictus*, *Anergates*, *Aphaenogaster*, *Atta*, *Camponotus*, *Dorylus*, *Eciton*, *Formica*, *Lasius*, *Myrmica*, *Pheidole*.
Ameisenähnlichkeit s. Mimikrytypus.
Ameisengäste 35 63 f 211 ff 220 ff; s. auch *Cetonia*, *Dinarda*, *Lomechusini*, *Myrmedonia*, Keulenkäfer, Tasterkäfer, Paussiden, Anatomie, Anpassungscharaktere, Gastverhältnis, Exsudatorgane, Exsudatgewebe, Mimikrytypus, Symphilentypus, Trutztypus.
Ameisenkäfer s. Paussiden.
Ametabolie s. Metamorphose.
Amikalselektion als Entwicklungsfaktor 223 230 262.
Ammoniten, Stammesentwicklung 199.
Amoeba 59.
Amoeben, Bewegungserscheinungen 59 ff; Merotomie 66 ff.
Amphibien, Reifungsteilungen 94.
Amphimixis 114; Bedeutung derselben 120 135 141 ff.
Amphioxus als Ahn des Menschen 287.
Anatomie 6; Entwicklung der Anatomie 20 ff; Anatomie von *Termitoxenia* 30 ff 41 ff 53 62 262 ff; Anatomie der echten Ameisengäste und Termitengäste 35 48 64 229 246 249 f 256 ff.
Anergates, Stammesentwicklung 269.
Angiospermen, Doppelbefruchtung 106; s. auch Xenien.
Anomma (Treiberameisen) 231 238 242.
Anomma-Gäste 231 ff 238 ff; s. auch *Dorylomimus*, *Doryloxenus*, *Pygostenus*.
Anpassungscharaktere bei Ameisengästen und Termitengästen 211 ff 220 ff 224 ff 231 ff 238 ff 246 ff 249 ff 257 ff 264 ff 270 ff.
Anpassungsmerkmale 196 254; s. auch Anpassungscharaktere.

Antennaria, Parthenogenese 114.
Anthropologie 5; sie ist nicht bloß Zoologie 275 ff; s. auch Abstammung des Menschen, Psychologie, Seele, Geist.
Aphaenogaster 216 ff.
Apoderiger, Fühlerbildung 248.
Äquationsteilung 92 ff 96.
Äquatorialplatte 77.
Arbeitsteilung im Zellenstaat 57.
Arenicola, Blutreaktion 293.
Aristoteles als Biologe 8 ff; Placentabildung beim Hai 9, 291.
Arrhenogenesis, männliche Parthenogenesis 114; s. auch Ephebogenesis.
Artemia, Zahl der Chromosomen 77; Parthenogenese 113; Umzüchtung in *Branchipus* 209.
Arten der Tiere und Pflanzen 14 ff 175 191 204 ff; systematische und natürliche Arten 197 ff 271; Art als morphologische und biologische Einheit 204 ff; schlechte und gute Arten 206 ff.
Artenzahl der Tiere und Pflanzen 16.
Arthropterus 183 250 253 ff 261.
Ascaris, Zahl der Chromosomen 77 143; Reduktion der Chromosomenzahl 94; Befruchtungsvorgang 99 ff 140.
Ascaris-Typus des Befruchtungsvorganges 99 103 129 139.
Atavismus 268 289.
Atemeles 222 ff; Entwicklung der Arten 225 ff.
Atta, Blattschneiderameisen 235.
Atta-Gäste 235 ff.
Attonia 236.
Aufgußtierchen s. Infusorien.
Augustinus über Entwicklung 180; Schöpfung des menschlichen Leibes 279 ff.
Autoblasten 155.
Autonomie der Lebensvorgänge 89; der Kernsubstanz 139.
Autoplasson, Haeckels 158.

B.

Bacillus 40 149.
Baer K. E. v., Keimblättertheorie 22; über den Begriff des Geistigen 278 ff.
Bakterien, scheinbare Kernlosigkeit 40 149 ff 308.
Bastardlarven von Seeigeln 124 ff; s. auch Pluteus.
Bathybius 148 158.
Batrachoseps, Bau des Chromatinfadens 53.
Bazillariaceen (Spaltalgen) 149 f.
Befruchtung. Wesen derselben 97 105 129 138; doppelter Zweck 103 124 132 ff; teleologische Bedeutung 132 ff 136 ff; normale Befruchtung 97 ff 131; anormale Befruchtung s. Doppelbefruchtung, Überbefruchtung, Merogonie.
Befruchtungsproblem 85 ff 128 ff.
Befruchtungstheorie, Boverische 99 ff 130; morphologische und physikalisch-chemische 121 ff.
Befruchtungsvorgang des tierischen Eis 97 ff 100 ff 128 ff; Echinus-Typus und Ascaris-Typus 99 103 129 138.
Beggiatoa, Kernlosigkeit 150.
Bernstein, baltischer; Ameisen desselben 182 221; Termiten desselben 183 221; Paussiden desselben 182 250 253.
Beuteltiere 183 291.
Bienen, Parthenogenese 112; Verhalten der Richtungskörper 113.
Bienenfliegen s. *Eristalis*.
Bioblasten 154 155.
Biochemische Industriezweige 63.
Biogene 155.
Biogenetisches Grundgesetz 277; Anwendung desselben auf den Menschen 286 ff; Kritik desselben 287 ff.
Biologie, Begriff und Einteilung 3 ff; älteste Entwicklung 5; vergleichende Biologie 23; vergleichende Biologie der Ameisengäste und Termitengäste 220 ff; Biologie und Urzeugung 159 160 ff.
Biometrie als Name für die statistische Biologie 308.
Bionomie als Name für die Biologie im engeren Sinne 4.
Biophoren Weismanns 89 155.
Blastemtheorie Robins 162.
Blastodermbildung der Insekten 163.
Blastomeren 98 ff 101 ff.
Blattfüßer s. Phyllopoden.
Blattinen, Verwandtschaft mit den Termiten 183.
Blattläuse, Parthenogenese 112.

Blutbildungsgewebe der Insekten 63.
Blutgewebe der Insekten 64; Beziehung zum echten Gastverhältnis bei Termitengästen 30 64 264.
Blutkörperchen, weiße, s. Leukocyten; rote 64; Teilung derselben 73; Kernlosigkeit 151; chemische Reaktionen auf fremdes Blutserum 292 ff.
Blutserum und Antiserum 292 ff.
„Blutsverwandtschaft" des Menschen mit dem Affen 291 ff 303.
Bombyx, Parthenogenese 113.
Botanik 6; Entwicklung der systematischen Botanik 12 f.
Brachystola, akzessorische Chromosomen 92; Individualität der Chromosomen 141.
Branchipus, Zahl der Chromosomen 143; Beziehung zu *Artemia* 209.
Bryophyten (Moose) 82.

C.

Cänogenese Haeckels 288.
Caloptenus, Reifungsteilungen 96.
Calotermes 183.
Campodea 31.
Camponotus, Arten und Unterarten 206; als Wirt von *Xenodusa* 223 ff; als Wirt von *Miroclaviger* 248.
Cancer, Blutreaktion 293.
Carabiden, stammesgeschichtliche Beziehung zu den Paussiden 249 ff 253 ff.
Carabus 14; System dieser Gattung 206.
Carcharias, Placentabildung 291.
Caulerpa, Riesenzellen 43; vielkernige Zellen 44.
Cellulose 63 67.
Centrosomen 46 54 76 ff 308; bei *Noctiluca* 111; bei der künstlichen Parthenogenese 117 ff 121 126 ff 129 ff; s. auch Spermatocentrosoma.
Centrosomenfrage 81 ff 129 ff.
Cerapterus 250 261.
Ceratoderus 250 255.
Cetonia, Kokons als Ameisensteine 161.
Chaetopisthes, Drüsenzellen der Flügeldecken 48.
Chaetopterus, künstliche Parthenogenese 116.
Chemische Natur des Protoplasmas 26; der Nukleinsäure 159.
Chitosa, Stammesverwandtschaft mit *Dinarda* 216 ff.
Chlorophyll 59 63.
Chromatin 50 ff 67 ff; als Vererbungssubstanz 69 155; s. auch Chromosomen.
Chromatinreduktion der Keimzellen 91 ff; bei der Konjugation 108; bei der Parthenogenese 112 ff 118 ff; bei der Merogonie 123 ff; Bedeutung der Chromatinreduktion 137 ff.
Chromatophoren 40.
Chromidien 40 149 150.
Chromiolen 54.
Chromomere 53 143 149.
Chromosomen, Zahl derselben bei verschiedenen Tieren und Pflanzen 77 143; gleichmäßige Verteilung und Konstanz der Zahl 80 83; Reduktion in den Keimzellen 91 ff 128 ff; Verhalten bei der Merotomie 67; beim Befruchtungsvorgang 99 101 ff; bei der Konjugation 108; bei der natürlichen Parthenogenese 112 ff; bei der künstlichen Parthenogenese 118 ff; bei der Merogonie 124 ff; Individualität der Chromosomen 139 ff; qualitative Verschiedenheit 141 ff; als Träger der Vererbung 69 70 101 11! 137 ff 145; als Träger der organischen Entwicklungsgesetze 140 145; keine „Lebenseinheiten" 153; akzessorische Chromosomen 92 141.
Ciliaten s. Wimperinfusorien.
Clathrotermes 183.
Claviger 245 ff; Gastverhältnis 245.
Clavigeriden 245 ff.
Cyanophyceen, scheinbare Kernlosigkeit derselben 149 150.
Cypris, Parthenogenese 112.
Cystosira, Befruchtung kernloser Eistücke 123.
Cytoblastemtheorie Schwanns 162.
Cytoden Haeckels 151.
Cytologie s. Zellenlehre.
Cytomitom 47.
Cytoplasma, Theorien über die Struktur desselben 46 ff; Bedeutung für die Lebenserscheinungen 69.

D.

Darwinismus, Bedeutungen dieses Wortes 167 ff; Kritik desselben 172 ff 285 ff; s. auch Selektionstheorie.
Deszendenztheorie, die Lehre von der Stammesentwicklung der organischen Arten 171 ff 273; Konstanztheorie oder Deszendenztheorie? 202—272; s. auch Entwicklungstheorie.
Determinanten 89 143 155.
Determinantentheorie Weismanns 156.
Determinationsproblem 89.
Deuteroplasma 42 163.
Deutoplasma s. Deuteroplasma.
Diapedese 60.
Diatomeen 63.
Dinarda 168 206 211 ff; Entwicklung der *Dinarda*-Formen 210 ff.
Dinardini, stammesgeschichtlicher Zusammenhang derselben 217 ff.
Dipteren (Zweiflügler) s. *Eristalis, Musca,* Musciden, Phoriden, Pupiparen, Termitoxeniiden.
Discoxenus, stammesgeschichtlicher Zusammenhang mit *Doryloxenus* und *Termitodiscus* 241 ff.
Dominanten Reinkes 89; Bildungsdominanten 145.
Doppelbefruchtung der Angiospermen 105 ff.
Dorylinen s. Wanderameisen und Treiberameisen, *Aenictus, Anomma, Dorylus, Eciton, Labidus.*
Dorylinengäste 231 ff 238 ff; Verwandlung in Termitengäste 238 ff; s. auch *Anomma*-Gäste, *Dorylus*-Gäste, *Eciton*-Gäste.
Dorylomimus 231 ff 236.
Dorylostethus 236.
Doryloxenus als Gast von Wanderameisen 234 238 ff; als Termitengast 238 ff.
Dorylus 231 238 ff.
Dorylus-Gäste s. *Dorylostethus*, *Doryloxenus, Pygostenus.*
Dotterkerne 106.
Drüsengewebe, adipoides, bei echten Ameisengästen und Termitengästen 35 48 246 250 256.
Dytiscus, Kernverschiedenheit zwischen Keimzellen und Körperzellen 140.

E.

Echinus, Befruchtungsprozeß 97 99; Kreuzungsversuche von *Echinus* mit *Sphaerechinus* 124 ff; mit *Strongylocentrotus* 127; s. auch Seeigel.
Echinus-Typus des Befruchtungsvorganges 99 103 129 138.
Eciton 231 ff 309.
Eciton-Gäste 231 ff; s. auch *Ecitonidia*, *Ecitophya*, *Mimeciton*, *Xenocephalus.*
Ecitonidia 232.
Ecitophya 232 236.
Ectocarpus, männliche Parthenogenese 114.
Einheiten, physiologische, H. Spencers 155; s. auch Elementareinheiten.
Eizelle, Größe derselben 42 98; Beziehung zur Befruchtung 57 90 135; Reifungsteilungen 90 ff; normale Befruchtung 97 ff; parthenogenetische Entwicklung 111 ff 115 ff; Entwicklung kernloser Eistücke 123 ff; Eizelle von *Termitoxenia* und deren Entwicklung 31 ff 41 ff 263 ff.
Elementareinheiten, niedere, des Lebens 45 49 54 152 ff 155 ff 159.
Elementarorganismen, imaginäre 49.
Elodea, Protoplasmaströmung 61.
Embryologie 6 22.
Embryonalentwicklung 6; durch das Spermatocentrosoma angeregt 102 ff.
Endosperm 106.
Energiden von Sachs 154.
Entelechien 89 145.
Entwicklung, imaginale, der *Termitoxeniidae* 31 ff 263 ff; geologische und biologische Entwicklung unserer Erde 180 ff 270.
Entwicklungsgeschichte (Morphogenie) 6; individuelle Entwicklungsgeschichte (Ontogenie) 3 6; Stammesgeschichte (Phylogenie) 6.
Entwicklungsgesetze, kosmische 180; organische 140 144 ff 178; innere 144 ff 188 198 208 217 237 256 ff 268; Verhältnis derselben zur Chromatinsubstanz der Keimzellen 144 145 198; Entwicklungsgesetze der *Dinardini* 217 ff; der *Lomechusini* 228 ff; der Dorylinen-Gäste 236 ff; der termitophilen Aleo-

charinen des Trutztypus 241 ff; der Paussiden 256 ff; der Termitoxeniiden 264 ff.
Entwicklungslehre, Gedanken zu derselben 167 ff; s. auch Entwicklungstheorie.
Entwicklungstheorie 167 ff; Unterschied vom Darwinismus 167 ff; verschiedene Entwicklungstheorien 173; Gegenstand der naturwissenschaftlichen Entwicklungstheorie 175 ff; Verhältnis zur christlichen Weltanschauung 176 184 199 ff 271 ff 305 ff; Verhältnis zur kopernikanischen Weltanschauung 279 ff; philosophische Grenzmarken 185 ff; naturwissenschaftliche Grenzmarken 190 ff; Vergleich mit der Konstanztheorie 191 ff 202 ff; direkte Beweise für die Entwicklungstheorie 208 ff; indirekte Beweise 219 ff; Erklärungswert der Entwicklungstheorie 269 ff; Anwendung auf den Menschen 273 ff.
Entwicklungsursachen, innere 174 188 196 198 236 ff 256 ff 260 ff; äußere 188 196 198 236 ff 257 ff; Mannigfaltigkeit der 196 220 ff; s. auch Entwicklungsgesetze.
Ephebogenesis 124.
Epigenesis 89.
Equiden, hypothetische Stammesgeschichte 181 199.
Eristalis, Larven derselben 161.
Ethologie 4.
Eudorina, Fortpflanzungsweise 109.
Exsudatgewebe der echten Ameisengäste und Termitengäste 35; s. auch Fettgewebe, Drüsengewebe, Blutgewebe.
Exsudatorgane der echten Ameisengäste und Termitengäste 30 48 229 246 ff 250 ff 257 ff 264.

F.

Färbungsmethoden der mikroskopischen Technik 27 ff 33; für Kernteilungsfiguren 75.
Färbungstheorie, chemische und physikalische 51.
Fette, biologische Bedeutung derselben 63.
Fettgewebe, biologische Bedeutung desselben für das echte Gastverhältnis 35 63 229 246; der *Termitoxeniidae* 31 42 44 263.
Filartheorie des Cytoplasmas 47.
Flagellaten s. Geißelinfusorien.
Foraminiferen 60 63.
Formica, System der Gattung 168; Wirt von *Dinarda* 211 ff; von *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa* 222 ff.
Frosch, Zahl der Chromosomen 77 143.
Fucus (Tang) 108 109.
Fühler, Bildung derselben bei den Keulenkäfern 246; Fühlergliederzahl bei Paussiden 249 ff; Reduktion derselben 252 ff 256 ff; biologische Bedeutung der Paussidenfühler 258; Differenzierung der Fühlerform von *Paussus* 258 ff.
Fühlerkäfer s. Paussiden.
Furchungskern der Eizelle 98 ff 106.
Furchungskugeln (Furchungsabschnitte, Blastomeren) 98 ff 101 ff; Verhalten bei der künstlichen Parthenogenese 116; s. auch Blastomeren.
Furchungsspindel des Eis 100 ff.
Fütterung der echten Ameisengäste, bei den *Lomechusini* 223 227 ff; bei den Keulenkäfern 246.

G.

Gallwespen, Parthenogenese 112; Verhalten der Richtungskörper 113.
Gastverhältnis, echtes 35; der *Lomechusini* 222 ff; der Keulenkäfer 245 ff; der Paussiden 249 ff; der physogastren Termitengäste 63 ff; von *Chaetopisthes* 48; der *Termitoxeniidae* 30 264.
Geißelinfusorien 62; Konjugation derselben 109 ff.
Geißelzellen 62.
Geist, Schöpfung des menschlichen Geistes 188 279; wesentliche Verschiedenheit von der Materie 189 ff; s. auch v. Baer.
Gemmarien Haackes 155.
Gemmen 155.
Gemmulen 155.
Generatio aequivoca oder *spontanea* s. Urzeugung.
Germinalselektion Weismanns 144 174.
Geschlechtskerne s. Vorkern, Mikronukleus.
Gespenstheuschrecken s. Phasmiden.
Gewebelehre s. Histologie.
Gewebssysteme 22.

Glia Maggis 158.
Goldkäfer s. *Cetonia.*
Granula 48 ff 155 160.
Granulartheorie Altmanns 48 ff 154 160.
Gromia 59.
Grünalgen 109.
Gryllotalpa, Reifungsteilungen 95.

H.

Haeckelismus 170 174 176 200.
Halbaffen, Handbildung 294; fossile Halbaffen 296.
Hämosporidien, Fortpflanzungsweise 110.
Hauptkern s. Makronukleus.
Hemipteren, Reifungsteilungen 95 ff; Zahl der Chromosomen 143; s. auch *Pyrrhocoris.*
Hermaphroditismus, protandrischer, der *Termitoxeniidae* 31 263 265.
Heterogonie 112.
Heuschrecken, Zahl der Chromosomen 77; s. auch *Brachystola*, *Caloptenus*, *Locustidae*, Phasmiden, Orthopteren.
Hieracium, Kreuzung der Arten 208.
Histologie 6; Entwicklung derselben 21 ff.
Holothurien (Seewalzen), Befruchtung unreifer Eier 123.
Homo primigenius Schwalbes 301 ff.
Homopterus 250 253 ff.
Hundsaffen, Blutreaktionen 292.
Hyaloplasma s. Cytoplasma.
Hydrophilus, Zahl der Chromosomen 77.
Hylotorus 250 ff 255.
Hypertelie 238.
Hypothese, Definition derselben 190.

J.

Javaschädel s. *Pithecanthropus.*
Idanten Weismanns 89 115.
Iden 89 115.
Idioblasten 155.
Idioplasma 88 102 155.
Imagoform, stenogastre und physogastre der *Termitoxeniidae* 30 ff 263 ff 267.
Indifferenter Typus bei Dorylinengästen 234.
Individualität der Chromosomen nach Boveri 139 ff.
Individuum, Begriff desselben 153.
Infusorien, Bewegungserscheinungen 62; merotomische Versuche 67 ff; Konjugation 107 ff.
Insekten, Parthenogenese 111 ff.
Isogamie 132.

K.

Käfer, myrmekophile und termitophile 35 64 210 ff 220—262.
Karyokinese (indirekte Kernteilung) 73; Stadien derselben 74 ff; Rückblick auf dieselbe 80 ff.
Karyomitom (Kernfadenwerk) 50 ff.
Karyoplasma (Kernplasma) 50 ff.
Katastrophentheorie Cuviers 182.
Keimbahn, verschiedenes Verhalten der Chromosomen 101 ff 140 ff.
Keimblättertheorie v. Baers 22.
Keimesauslese s. Germinalselektion.
Keimesentwicklung s. Embryonalentwicklung.
Keimesgeschichte des Menschen nach Haeckel 286 ff; s. auch Embryologie und Entwicklungsgeschichte.
Keimplasma 88; Kontinuität desselben 89 101 140.
Keimplasmatheorie Weismanns 88 ff 133 156.
Keimzellen 57; Reifungsteilungen derselben 90 ff 128; Verhalten im Befruchtungsprozeß 97 ff 128 ff; s. auch Befruchtungsproblem, Eizelle, Samenzelle.
Kern s. Zellkern.
Kernbildung, freie 152 163.
Kernfaden 50 51 53; s. auch Karyomitom.
Kerngerüst 50; chromatisches 51 53.
Kernkörperchen s. Nukleolen.
Kernlose Mikroorganismen und Urorganismen 40 147 ff.
Kernlosigkeit der Bakterien 40 149 ff.
Kernspindel 54 77 ff 101.
Kernteilung 72; direkte 73; indirekte 73; s. Karyokinese.
Keulenkäfer (Clavigeriden) 245 ff 271; Anpassungscharaktere 245 ff; stammesgeschichtlicher Zusammenhang mit den Tasterkäfern 247 ff; s. auch *Apoderiger*, *Claviger*, *Miroclaviger*, *Paussiger.*
Kinoplasma (Bewegungsplasma) 82 134.

Knospung 72.
Koccidien, Fortpflanzungsweise 110.
Kohlenstofftheorie Haeckels 158.
Kollektivtypus 183.
Koloniebildende einzellige Organismen 109 ff.
Konjugation bei einzelligen Organismen 107 ff 132 135.
Konstanztheorie 191 ff 199; Gründe für dieselbe 204 ff; Konstanztheorie oder Deszendenztheorie? 202—272; Erklärungswert der Konstanztheorie 269 ff.
Konvergenzerscheinungen in der Stammesentwicklung 233 291.
Kopepoden (Ruderfüßer), Reifungsteilungen 95; parasitische Degeneration 219 290.
Kopernikanische Weltanschauung 179 ff.
Kopulationskern der Infusorien 108.
Körnchenströmung 59.
Korrelationsgesetz Cuviers 23.
Kosmogonie 179 ff.
Kreuzung von *Echinus* mit *Sphaerechinus* 124 ff; mit *Strongylocentrotus* 127; bei *Atemeles*-Arten 227; Bedeutung für das Vererbungsproblem 142; für die Stammesentwicklung der Pflanzen 208.
Krustentiere s. *Artemia*, *Branchipus*, *Cancer*, *Cypris*, Kopepoden, *Lernaea*, Lernäopoden, Muschelkrebse, Phyllopoden, Rhizocephalen.
Kryptogamen, Konjugationserscheinungen [108.
Kurzflügler (Staphyliniden), myrmekophile 210 ff 222 ff 231 ff 238 ff; termitophile 64 238 ff.

L.

Labidus 309.
Laminaria, ungeschlechtliche Fortpflanzung 133.
Laminariaceen, Verhältnis zum biogenetischen Grundgesetz 288.
Lapis myrmecius (Ameisenstein) 161.
Lasius, Zahl der Chromosomen 77; Richtungskörper bei der Parthenogenese 113; Wirt von *Claviger* 245.
Laufkäfer, termitophile 64; s. auch Carabiden.
Lebensvorgänge als Bewegungserscheinungen 58.
Lebioderus 250 252 254 ff 261.
Lernaea 219 290.
Lernäopoden 219 290.
Leucoma, Parthenogenese 113.
Leukocyten (weiße Blutkörperchen) 60.
Lilie, Zahl der Chromosomen 77 143.
Limax, Zahl der Chromosomen 77.
Lingula, Stammesentwicklung 182.
Linin 50 ff.
Linnés Bedeutung für die Systematik 13 ff; Artbegriff 197.
Liparis, Parthenogenese 113.
Locustidae, Samenreifung 95.
Lomechusa 222—231; *Lomechusa*-Gruppe s. *Lomechusini*.
Lomechusini 198 222 ff; s. auch *Atemeles*, *Lomechusa*, *Xenodusa*.

M.

Macacus, Blutreaktion 292.
Mais, Xenien 106.
Makrogameten 110.
Makrogonidie 109.
Makronukleus der Infusorien 107 ff.
Mastotermes, Verwandtschaft mit Blattinen 183.
Maulwurfsgrille s. *Gryllotalpa*.
Maus, Zahl der Chromosomen 77 143.
Medusen, Zahl der Chromosomen 77.
Mensch, Zahl der Chromosomen 77; der fossile Mensch 302; s. auch Abstammung des Menschen, Ahnen des Menschen, Schöpfung.
Menschenaffen, Blutreaktion 292 ff; Theorien über die Verwandtschaft mit dem Menschen 290 ff 294 ff.
Merismoderus 250 255.
Merocytenkerne 106.
Merogonie (Befruchtung kernloser Eistücke) 123 ff.
Merotomie (Vivisektion einzelliger Organismen) 66 ff.
Metamorphose 6; Ausfall der Metamorphose (Ametabolie) bei den *Termitoxeniidae* 31 263 265.
Metastrukturteilchen 155.
Micellen Nägelis 155 156.
Mikrogameten 110.
Mikrogonidie 109.

Mikronukleus der Infusorien 107 ff.
Mikropylen 105.
Mikroskop, Entdeckung desselben 23; Vervollkommnung durch Fraunhofer 25; durch die apochromatischen Objektive 36.
Mikroskopische Technik 27 ff 33.
Mikrosomen 48 82.
Mikrotom 29.
Mimeciton 231 ff.
Mimikrytypus der Ameisengäste 221 231 ff 236 ff; s. auch *Dorylomimus*, *Dorylostethus*, *Ecitonidia*, *Ecitophya*, *Mimeciton*.
Miroclaviger (Hirschhornkeulenkäfer) 245 ff.
Mitose s. Karyokinese.
Mitrocoma, Befruchtungsvorgang 99.
Moneren 148.
Monismus, Kritik desselben 165 170 184 200; monistische Gottesidee 165 200.
Monotremen 183 291.
Morphogenie, Begriff derselben 3.
Morphologie, Begriff derselben 3; Entwicklung der Morphologie und ihrer mikroskopischen Zweige 20 ff;- neuere Entwicklung der Morphologie der Zelle 39 ff; Rückblick 52 ff; vergleichende Morphologie der Ameisengäste und Termitengäste 220 ff.
Musca, vorgebliche freie Kernbildung 163.
Muschelkrebse, Parthenogenese 111 112; s. auch *Cypris*.
Musciden, Verwandtschaft derselben mit den Termitoxeniiden 266.
Mustelus, Placentabildung 291.
Mutationstheorie 208 ff 218 237 256.
Mycetozoen, Riesenzellen der Plasmodien 42.
Myrmedonia als Stammform anderer Ameisengäste 223 233 236.
Myrmekophilen s. Ameisengäste.
Myrmica, Arten 206; Wirt von *Atemeles* 222 ff.
Myxomyceten (Schleimpilze) s. Mycetozoen.
Myzostoma, Befruchtungsvorgang 104 129.

N.

Naturauslese, Naturzüchtung s. Selektionstheorie.
Nautilus, Stammesgeschichte 182.
Neandertalmensch 298 ff; Unsicherheit über dessen Alter 299; der Neandertalmensch weder eine eigene Gattung noch eine eigene Art *(homo primigenius)* 300 ff.
Nebenkern der Infusorien s. Mikronukleus.
Nebenkerne s. Nukleolen.
Neodarwinismus Weismanns 174.
Noctiluca, Konjugation 109; Centrosomen 111.
Nomenklatur, binäre 14.
Nomenklaturgesetze 15.
Nuklein 50; s. auch Chromatin.
Nukleinsäure, chemische Zusammensetzung 159.
Nukleolen (Kernkörperchen, Nebenkerne) 44 51 53.

O.

Ochs, Zahl der Chromosomen 77.
Oenothera, Mutationen 208.
Ökologie 4.
Onlogenese 288.
Ontogenie 5; s. auch Entwicklungsgeschichte.
Oogenese 90 ff; von *Termitoxenia* 31 ff; s. auch Eizelle.
Oospermien 109.
Oozyte s. Eizelle.
Ophryotrocha, Reifungsteilungen 95.
Orang-Utang, Blutreaktion 293.
Organ und Organelle 56.
Organisationsmerkmale 196 254.
Organisationsstufen der Lebewesen 56.
Organismus als Zelle oder Zellenstaat 55 ff; ohne mütterliche Eigenschaften 125; Ursprung der Organismen 156 ff 186 ff 193; fossile Organismen 180 ff; s. auch Paläontologie.
Organsystem 22.
Orthogenesis Eimers 174 219 ff 237.
Orthogonius, Blutbildungsgewebe der Larve 64.
Orthopteren (Geradflügler), Reifungsteilungen 92 94 ff; s. auch Heuschrecken, *Gryllotalpa*, Phasmiden.
Ostrakoden s. Muschelkrebse.
Oszillariaceen, scheinbare Kernlosigkeit 149.
Oszillatorien 149.

P.

Palaeodictyoptera (Urinsekten) 183.
Paläontologie 23; Beziehung zur Entwicklungstheorie 179 181 ff 193 195 ff; paläontologische Gesichtspunkte zur Stammesentwicklung der Ameisengäste und Termitengäste 221; Zeugnis der Paläontologie über die Herkunft des Menschen 295 ff 302 ff.
Paläophytologie 7.
Paläozoologie 7.
Palingenese Haeckels 288.
Pandorina, Fortpflanzungsweise 109 132.
Pangene 155.
Paramaecium, Konjugation 107 ff.
Paranuklein s. Plastin.
Parotermes 183.
Parthenogenese, natürliche 111 ff; fakultative und obligatorische 112; Reifungsvorgänge 112 ff; künstliche 115 ff; Versuche von Loeb 116 ff; abweichendes Verhalten der Furchungskugeln und der Strahlensphären 116 ff; Centrosomen 117 ff; Chromatinreduktion 118; Bedeutung für das Befruchtungsproblem 119 ff 130 133; männliche Parthenogenese s. Arrhenogenesis und Ephebogenesis.
Paussiden (Ameisenkäfer, Fühlerkäfer), im baltischen Bernstein 182 250 253; hypothetische Stammesgeschichte 198 248 bis 262; Anpassungscharaktere an das Gastverhältnis zu den Ameisen 249 ff 257 ff; systematische Hauptgruppen 249 ff; Einzelheiten der Stammesentwicklung 252 ff; einstammige oder zweistammige Entwicklung? 255 ff; Ursachen der Stammesentwicklung 256 ff; s. auch *Arthropterus*, *Cerapterus*, *Homopterus*, *Hylotorus*, *Lebioderus*, *Paussoides*, *Paussomorphus*, *Paussus*, *Pentaplatarthrus*, *Platyrhopalus*, *Pleuropterus*, *Protopaussus*.
Paussiger 245.
Paussoides 250 253 ff.
Paussomorphus 250.
Paussus 249—262; Eiröhren 249; echtes Gastverhältnis 250 ff 257 ff; Exsudatorgane 250 ff 257; Exsudatgewebe 250 ff 257 ff; s. auch Fühler.
Pentaplatarthrus 250 255.
Peripatus, Reifungsteilungen 95; Kollektivtypus 183; Placentabildung 291.
Periplaneta, Wirt von *Bacillus* 149.
Peronospora, Konjugation 108.
Personalselektion Weismanns 144.
Pflanzenreich, Reifungsteilungen 95.
Phagocyten (Freßzellen) 60 61.
Phanerogamen, Zahl der Chromosomen 77; Mangel der Centrosomen 82.
Phasmiden, akzessorische Chromosomen 92 141; Stammesentwicklung 182.
Pheidole, Wirt von *Paussus* 260.
Phoriden, verwandt mit den Termitoxeniiden 266.
Phyllopoden, Parthenogenese 111.
Phylogenie 5; s. auch Stammesgeschichte.
Physiologie 3 5; Zellularphysiologie 37.
Physogastrie, bei Termitengästen 30 ff 64 263 ff.
Pilzzucht bei Ameisen 235.
Pithecanthropus 296 ff.
Placenta, Ähnlichkeit derselben beim Menschen und den höheren Affen, bei den Selachiern und gewissen Arthropoden 291.
Planorbis-Reihe Hilgendorfs 181.
Plasome 155.
Plastidulen 155.
Plastin 50 ff.
Platyrhopalus 250 255.
Pleuropterus 250 ff 254 261.
Plutenslarve der Seeigel, durch künstliche Parthenogenese erzeugt 116; durch Merogonie erzeugt 123; Bastardplutei s. Bastardlarven.
Polkörperchen s. Centrosomen.
Polymorphie des Protoplasmas 51.
Polyspermie, pathologische und physiologische 105 ff.
Polzellen s. Richtungskörper.
Präformationstheorie 89.
Primaten s. Menschenaffen.
Prospektive Potenz 131.
Protobathybius 148.
Protococcus 158.
Protopaussus 250 ff 253 ff 256.
Protophasma 182.

Protoplasma, Begriff desselben 26 45; Bewegungserscheinungen 59; Reizbarkeit 60 187; Protoplasmaprodukte, äußere und innere 61 ff.
Pselaphiden (Tasterkäfer) 246 ff.
Pselaphus 246.
Pseudopodien (Scheinfüßchen) 59 ff.
Psychiden, Parthenogenese 112.
Psychologie, Unterschied von der Biologie 3; Kompetenz in der Frage nach der Herkunft des Menschen 188 276 ff.
Pteridophyten, Mangel der Centrosomen 82.
Pupiparen, Verwandtschaft mit den Termitoxeniiden 264.
Pygostenini 234 ff 238 ff.
Pygostenus 234.
Pyrrhocoris (Feuerwanze), Zahl der Chromosomen 143.

Q.

Qualitätenmischung f. Amphimixis.

R.

Rädertierchen f. Rotatorien.
Radiolarien, Bewegungserscheinungen 60.
Rankenfüßer, parasitische Degeneration 219; f. auch *Lernaea* und Lernäopoden.
Rassen 206 ff; artenbildende Rassen von *Dinarda* 215.
Ratte, Reifungsteilungen 94; Blutreaktion 293.
Reduktionsteilung Weismanns 92 ff 96; Postreduktionsteilung, Präreduktionsteilung, Vireduktionsteilung 93 ff.
Reduktionsvorgänge des Chromatins bei den Reifungsteilungen der Keimzellen 91 ff 128 ff; bei der Parthenogenese 112 ff 118 ff; Teleologische Bedeutung der Reduktionsvorgänge 136 ff.
Reifungsteilungen der Keimzellen 90 ff 128; eumitotischer Typus 92 ff; pseudomitotischer Typus 93 ff; Boverischer Typus 94; Weismannscher Typus 95; Korscheltscher Typus 95.
Reorganisationstheorie R. Hertwigs 134.
Reptilien, Überbefruchtung 106.
Rhabdonema, Kernbewegung 66.
Rhizocephalen (Wurzelkrebse), parasitische Degeneration bei denselben 219.
Rhizopoden (Wurzelfüßer), Bewegungserscheinungen 59.
Rhodites, Verhalten der Richtungskörper 113.
Rhozites, Ameisenpilz 235.
Rhynchites, Arten 207.
Richtungskörper 90 ff 96 97; bei der Parthenogenese 112 ff.
Richtungsspindel f. Kernspindel.
Riesenzellen 42.
Ringelwürmer f. *Chaetopterus*.
Röhrenwürmer, Blutreaktion 293.
Rotatorien, Parthenogenese 111.
Rubus, Kreuzung der Arten 208.
Ruderfüßer (Kopepoden), Reifungsteilungen 95; parasitische Degeneration 219 290; f. auch *Lernaea* und Lernäopoden.

S.

Saisondimorphismus 209.
Salamandra, indirekte Kernteilung 75; Zahl der Chromosomen 143.
Salix, Kreuzung der Arten 208.
Salm, Zahl der Chromosomen 77 143.
Samenzelle, Beziehung zur Befruchtung 57 90 135; Reifungsteilungen 91; Rolle im Befruchtungsprozeß 97 ff 100 ff 105 ff 111 117 121 126 151; Kleinheit der Samenzellen 98.
Scheinfüßchen f. Pseudopodien.
Schimpanse, Blutreaktion 293; Schädelbildung 298 299.
Schmetterlinge, Parthenogenese 112; Temperaturversuche 209.
Schnittmethoden der mikroskopischen Technik 29 33.
Schnittserien von echten Ameisengästen und Termitengästen 35; von *Termitoxenia* 33 268; von *Chaetopisthes* 48; von physogastren Termitengästen 64; von *Paussus* 249.
Schöpfung, der Materie 186; der ersten Organismen 157 165 188 ff; der Seele 188 ff; des Menschen 279 ff; des menschlichen Leibes nach dem hl. Augustinus 279 ff.
Schöpfungstheorie, als Postulat der Wissenschaft 165 ff 178 200; Verhältnis zur Entwicklungstheorie 184 ff 199 ff 271 ff 305 ff.

Seeigel, Zahl der Chromosomen 77; Befruchtungsvorgang des Eis 97 ff; Größe des Eis 98; disperme Befruchtung 105; künstliche Parthenogenese 115 ff; Befruchtung kernloser Eistücke 123 ff; Einschnürungsversuche an Seeigeleiern 123 126 ff; s. auch *Echinus, Sphaerechinus, Strongylocentrotus*.

Seele des Menschen, durch Schöpfung entstanden 188 ff 279 ff; wesentliche Verschiedenheit von der Tierseele 189 ff 276 ff.

Selachier, Überbefruchtung 106.

Selektionstheorie Darwins 170 ff; Kritik derselben 172 ff 209 210 215 ff 230 237 259 ff 268.

Sensibilität der Pflanzen 187.

Silbermöve, Blutreaktion 293.

Sintflut, Verhältnis zur Geologie 181.

Skorpion, Placentabildung 291.

Smilax 236.

Spaltalgen, scheinbare Kernlosigkeit derselben 149 ff.

Spaltpilze s. Bakterien.

Spermasonne 100.

Spermatocentrosoma (männliches Centrosom) 100 ff; als Teilungsorgan der Eizelle 103 ff 111; Bedeutung für die Befruchtung 117 121 126 ff 129.

Spermatogenese 91 ff 141.

Spermatogonien 141.

Spermatozoen (Samenfäden), sind Geißelzellen 62 151; Verhalten beim Befruchtungsvorgang 100 ff 105 ff; Bedeutung für die Befruchtung 117 121 ff 124 ff 129 131 ff; s. auch Samenzelle und Spermatocentrosoma.

Spezies, Wesen derselben in der Eizelle oder in der Samenzelle? 130 ff; s. auch Arten.

Sphaerechinus 124 ff.

Spongioplasma s. Cytoplasma.

Stammbaum des Menschen nach Haeckel 184 286 ff.

Stämme des Tier- und Pflanzenreiches 195 ff.

Stammesentwicklung, monophyletische oder polyphyletische? 187 ff 193 ff; Stammesentwicklung der Termiten 183; der *Dinardini* 210 ff; der *Lomechusini* 222 ff; der Dorylinengäste 231 ff; der *Atta*-Gäste 236; der termitophylen Aleocharinen des Trutztypus 241 ff; der Keulenkäfer 245 ff; der Paussiden 247 ff; der Termitoxeniiden 264 ff; der Wale 289; der Affen und Halbaffen 296; des Menschen nach Haeckel 286 ff; nach Klaatsch 294 ff; nach E. Dubois 296 ff; nach Schwalbe 298 ff.

Stammesgeschichte (Phylogenie) s. Stammesentwicklung.

Stammformen 193 ff 197 ff; s. auch Urorganismen.

Staphyliniden s. Kurzflügler, Aleocharinen.

Stentor, Form der Kerne 41; merotomische Versuche 67.

Strömungen des Protoplasmas 59 ff.

Strongylocentrotus 127.

Styelopsis, Reifungsteilungen 95.

Suarez, Prinzipien zur Entwicklungstheorie 180.

Symphilenfärbung bei Keulenkäfern 245.

Symphilentypus der Ameisengäste und Termitengäste 221; s. auch Gastverhältnis.

Syncytien (Zellaggregate mit mehreren Zellkernen) 43.

Systematik, Entwicklung derselben 12 ff; Linnés Systema naturae 13 ff; neuere systematische Universalwerke 16; Systematik und Biologie 18; s. auch Arten.

T.

Taschenkrebs, Blutreaktion 293.

Tasterkäfer (Pselaphiden) 246 ff 271; s. auch *Pselaphus, Tmesiphoroides*.

Termes, als Wirt von *Doryloxenus, Discoxenus* und *Termitodiscus* 238 ff.

Termiten, paläontologische Entwicklung derselben 183 198 221; s. auch *Calotermes, Clathrotermes, Mastotermes, Parotermes, Termes*.

Termitengäste 30 ff 35 48 63 ff 220 238 ff 262 ff; s. auch *Chaethopisthes, Discoxenus, Doryloxenus, Orthogonius, Termitodiscus, Termitoxeniidae, Xenogaster*; Verwandlung von Wanderameisengästen in Termitengäste 238 ff.

Termitodiscus 241 ff.
Termitomyia, Untergattung von *Termitoxenia* 32 41 263 ff 267; Viviparität 32 263 265 267.
Termitophilen s. Termitengäste.
Termitoxenia, Mikroskopisches Studium ihrer Anatomie und Entwicklungsgeschichte 30 ff; verschiedene Zellenformen 41 ff; Perikardialzellen 53; Wimperzellen des Darms 62; Größe der Eizellen 42; einröhrige Ovarien 31; Eientwicklung (Oogenese) 31 ff 265; Fettgewebe 42 44; imaginale Entwicklung 31 263; stenogastre und physogastre Imagoform 30 ff 263 267; protandrischer Hermaphroditismus 31 263 ff; Ametabolie 31 263 265; Thorakalanhänge 30 ff 263 ff; Entwicklung derselben 266 ff 289; Verhältnis zur Entwicklungstheorie 264 ff 267 ff.
Termitoxeniidae s. *Termitoxenia* und *Termitomyia*, Stammesentwicklung 264 ff.
Tetraden (Vierergruppen der Chromosomen) 94 95.
Thalassicola, Merotomie 68.
Thallophyten, vielkernige Riesenzellen 44.
Theismus 145 184 199 ff 271 305 ff; theistische Gottesidee 165 200 271.
Theorie, naturwissenschaftliche 191.
Thiasophila, Verwandtschaft mit *Dinarda* 218.
Thomas v. Aquin, Prinzipien zur Entwicklungstheorie 180; Reihenfolge der Wesensformen im menschlichen Keime 282 ff.
Thorakalanhänge der Termitoxeniiden 30 ff 263 ff 266 ff 289.
Tierkunde s. Zoologie.
Tiersystem, koisches 308; des Aristoteles 8 f; des Albertus Magnus 10 ff; des Linné 13 ff.
Titanophasma 182.
Tmesiphoroides, als Bindeglied zwischen Tasterkäfern und Keulenkäfern 248.
Tradescantia, Protoplasmaströmung 61.
Treiberameisen 231 ff; s. auch *Anomma*, Wanderameisen; Gäste derselben 220 231 ff 238 ff.
Trochophoralarve von *Chaetopterus* 116.
Trutztypus der Ameisengäste und Termitengäste 221; von *Dinarda* 211 ff 219; der Dorylinengäste 234 ff; Entwicklung des Trutztypus der termitophilen Aleocharinen 238 ff.
Typentheorie Cuviers 22.

U.

Überbefruchtung bei Tieren 105 ff.
Urorganismen 144 148 156 ff 186 ff; unbekannte Zahl und Beschaffenheit derselben 186 ff 193 ff; Zeit ihres Auftretens 193 ff; s. auch Urzeugung.
Urzeugung 146 152 156 ff; Begriff derselben 157; Unhaltbarkeit derselben 158 ff; historische Rückzugsbewegung der Urzeugung 160 ff; sie ist kein Postulat der Wissenschaft 164 ff 177 ff.

V.

Variabilität, nicht unbegrenzt 172 205 ff.
Varietäten 170 206 f.
Vaucheria, vielkernige Riesenzelle 44.
Vererbung 86 ff; der Zellkern und speziell das Chromatin desselben als Träger der Vererbung 69 70 85 ff 132 ff 137 ff 155; s. auch Chromosomen.
Verjüngungstheorie Bütschlis 133 ff.
Vierergruppen s. Tetraden.
Viviparität von *Termitomyia* 32 263 265 267.
Vivisektorische Versuche an Einzelligen s. Merotomie.
Volvocineen 109 ff.
Volvox (Kugeltierchen), Fortpflanzungsweise 109 ff.
Vorkern, männlicher 97 ff 100 129; weiblicher 97 ff 100 129.
Vorticella, Konjugation 109.

W.

Wale, Abstammung der Bartenwale von Zahnwalen 289.
Wanderameisen 231 ff 238; Gäste derselben 231 ff 238 ff; Verwandlung von Wanderameisengästen in Termitengäste 238 ff.
Wanzen s. Hemipteren.
Weltanschauung, christliche (theistische) 165 f 199 ff 271 f 305 ff; darwinistische

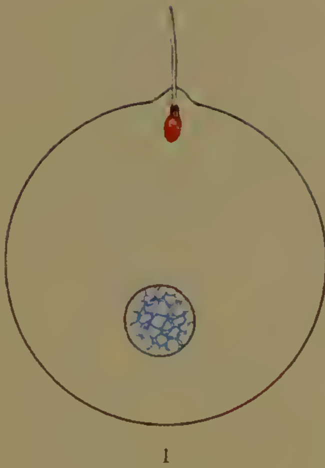
170 ff 200; kopernikanische 179 ff; monistische 165 174 184 200; s. auch Theismus, Monismus, Schöpfungstheorie.
Wespen, Parthenogenese 112.
Wimperinfusorien 62; Konjugation derselben 107 ff.
Wimperzellen 62.
Wirtswechsel, stammesgeschichtlicher, von *Doryloxenus* 238 ff.
Würmer, Zahl der Chromosomen 77; s. auch *Ascaris*, *Chaetopterus*, *Rhabdonema*.
Wurzelfüßer s. Rhizopoden.
Wurzelkrebse s. Rhizocephalen.

X.

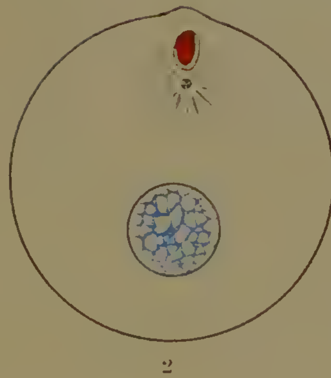
Xenien 106; s. auch Doppelbefruchtung.
Xenocephalini, Trutztypus der *Eciton*-Gäste 234 f.
Xenocephalus 234.
Xenodusa 222 ff.
Xenogaster, Fettgewebe und Blutgewebe 64.

Z.

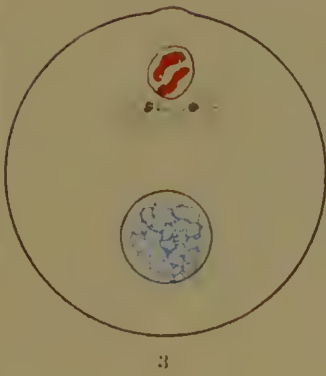
Zea, Doppelbefruchtung 106.
Zellbildung, freie 132 163.
Zellbrücken, protoplasmatische 41 63 153 308.
Zelle, Entdeckung 24; Begriffsbestimmung 26 39; Bestandteile 46 ff; Form und Größe der Zellen 40 ff; einkernige und mehrkernige Zellen 43 ff; die Zelle als niederste Einheit des organischen Lebens 45 57 146 ff 152 ff; s. auch Zellenbau usw.
Zellenbau, neueste Entwicklung desselben 39 ff; näheres Studium desselben 45 ff.
Zellenleben 55 ff.
Zellenlehre (Cytologie) 6; älteste Geschichte derselben 23 ff; Schwann-Schleidensche Zellenlehre 25 ff; weitere Vervollkommnung derselben 36 ff 39 ff; Rückblick auf die Geschichte der Zellenlehre 52 ff; s. auch Morphologie der Zelle.
Zellenstaat 55 ff.
Zellgerüst s. Cytomitom.
Zellkern, Entdeckung durch Leeuwenhoek 24; feinerer Bau desselben 50 ff; s. auch Karyoplasma, Karyomitom; führende Rolle des Zellkerns in den Lebenstätigkeiten 65 ff 69 147; als Träger der Vererbung 69 125 ff 129 ff 137 ff; Zellkern zum Wesen der Zelle gehörig 39 147 ff; Teilung des Zellkerns s. Kernteilung.
Zelleib, Theorien über den Bau desselben 46 ff; s. auch Cytoplasma und Cytomitom.
Zellmembran 25 53 61 62.
Zellorganisation, stufenweise Vollkommenheit derselben 147.
Zellprodukte, innere und äußere 61 ff.
Zellsaft s. Cytoplasma.
Zellteilung 70 71 ff; endogene und exogene 72; s. auch Kernteilung.
Zentralkörper der Cyanophyceen 150.
Zitterrochen, Zahl der Chromosomen 77.
Zoologie, Einteilung 5 ff; Entwicklung der systematischen Zoologie 12 ff; beschränkte Kompetenz der Zoologie in der Frage nach der Herkunft des Menschen 275 ff 283 f.
Zoospermien 109 114.
Zuchtwahl, künstliche 170 209 261; natürliche 170 ff; s. Selektionstheorie.
Zweiflügler, Familie der Termitoxeniiden 262 ff; s. auch Dipteren.



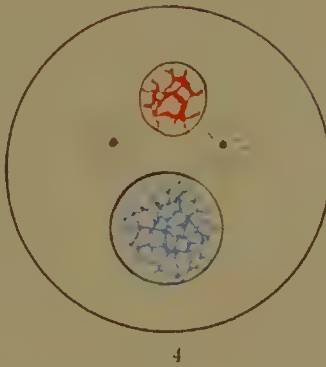
1



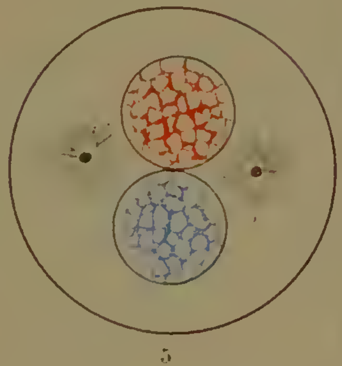
2



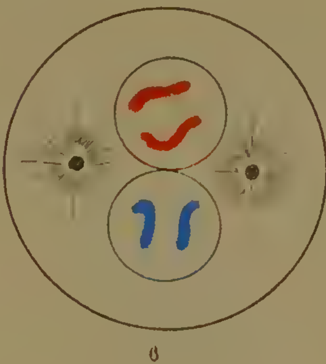
3



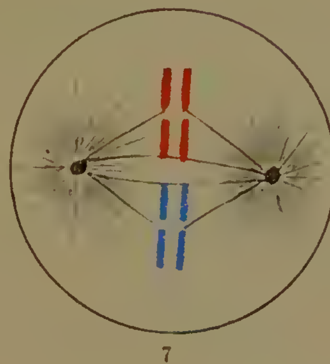
4



5



6



7

Schematische Darstellung des Befruchtungsvorganges der Eizelle (nach Boveri).
(Erklärung der Figuren s. im Text S. 99 ff.)



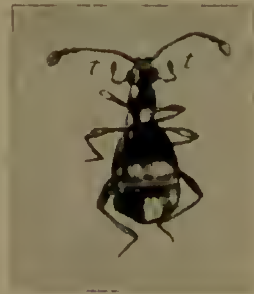
1
Doryloxenus transfuga Wasm. (Ostindien.)
(12fach vergrößert.)



2
Vorderfuß und Schienenspitze von *Doryloxenus*.
(500fach vergrößert.)



3
Claviger testaceus Preyssl. (Europa.)
(12fach vergrößert.)



4
Pselaphus Heisei Hbst. (Europa.)
(12fach vergrößert. t = Kiefertaster.)



5
Paussiger limicornis Wasm. (Madagaskar.)
(12fach vergrößert.)



6
Miroclaviger cervicornis Wasm. (Madagaskar.)
(12fach vergrößert.)



1
Pleuropterus brevicornis Wasm. (Bagamoyo.)
(3fach vergrößert.)



2
Pentaplatarthrus natalensis Westw. (Natal.)
(4fach vergrößert.)



3
Lebioderus Goryi Westw. (Java.)
(6fach vergrößert.)



4
Paussus howa Dohrn. (Madagaskar.)
(4fach vergrößert.)



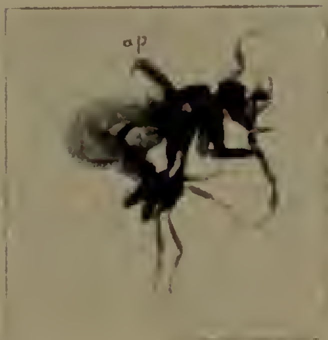
5
Paussus spiniceps Wasm. (Sierra Leone.)
(6fach vergrößert.)



6
Paussus dama Dohrn. (Madagaskar.)
(6fach vergrößert.)



1
Stenogastre Imago von *Termitoxenia Assmuthi* Wasm. (Ostindien.)
(16fach vergrößert.)
(ap = Thorakalanhänge, welche die Vorderflügel vertreten.)



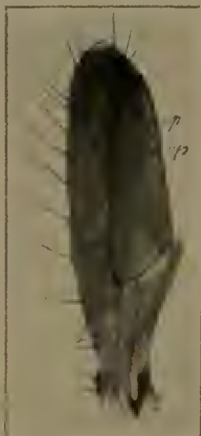
2
Stenogastre Imago von *Termitoxenia (Termitomyia) mirabilis* Wasm. (Natal.)
(16fach vergrößert.)
(ap = Thorakalanhänge wie in Fig. 1.)



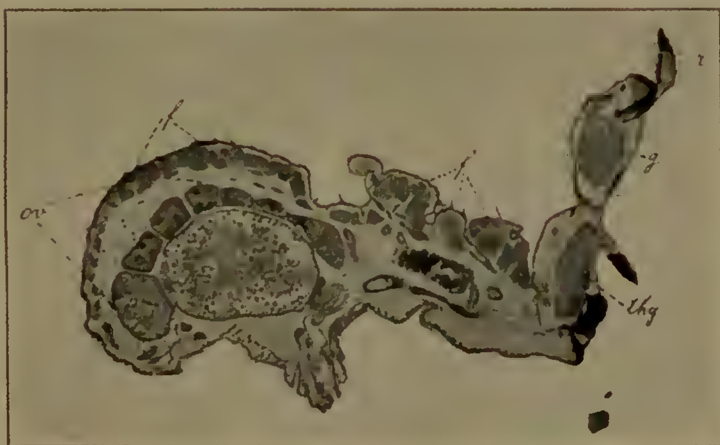
3
Physogastre Imago von *Termitoxenia Assmuthi* Wasm. (Ostindien.)
(16fach vergrößert.)
(s = Spitze des Hinterleibs.)



4
Thorakalanhang der physogastren Form von *Term. Heimi* Wasm. (Ostind.)
(115fach vergrößert.)
(p, p = Exsudatporen des Hinterastes.)



5
Thorakalanhang der physogastren Form von *Term. Assmuthi* Wasm. (Ostind.)
(115fach vergrößert.)
(p, p = Exsudatporen des Hinterastes.)



6
Mittlerer Längsschnitt durch eine physogastre Imago von *Termitoxenia Assmuthi* (Dicke 1/100 mm). (32fach vergrößert.)
(r = Rüssel; g = Gehirn; thg = Thorakalganglien, mit dem Abdominalganglion verschmolzen; f = riesige Fettzellen des Hinterleibs; ov = Ovarium, die letzte Eikammer, bereits ein reifes Ei umschließend.) (Die Fühler, Kiefertaster, Thorakalanhänge und Beine sind auf dem Schnitte nicht sichtbar, weil sie seitlich von der Schnittebene liegen.)

5